ARTICULATA 2013 28 (1/2): 13–40 BIOLOGIE

Experimentelle Hybridisierung von *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt, 1821) × *Ch. montanus* (Charpentier, 1825): Morphometrische und ökologische Parameter[1]

Günter Köhler

Abstract

Experimental hybridization of *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt, 1821) × *Ch. montanus* (Charpentier, 1825): Morphometrical and ecological parameters.

In August of 1986, adult *Chorthippus parallelus* and *Ch. montanus* of syntopic populations were caged in a warmhouse and their progeny kept over three generations. In 1987, F1-nymphs were used for cross breeding of *parallelus*-♀ × *montanus*-♂ and *montanus*-♀ × *parallelus*-♂ (in mass-rearing without back-crossing) and the hybrid progeny also kept over three generations. Several adult measures, macroptery and colour morphs as well as developmental and fecundity parameters were determined from the caged species and hybrid populations.

Morphometrically, F1- and F2-hybrids (♂, ♀) either correspond to *parallelus* or were intermediate (with strong tendencies to *parallelus*). In both species (F1) about two third of the eggs hatched after a first, and one third after a second chilling phase. Hatching and juvenile development of *montanus* were slightly delayed (compared to *parallelus*). The hatching rates of *par*-♀ × *mon*-♂ (F1- and F2-hybrids) amounted to 72% resp. 62% and were considerably lower than in pure species and in *mon*-♀ × *par*-♂ (F1- and F2-hybrids) with 86-91%. In both F1-hybrids the numbers of eggs/egg-pod showed a distinct minimum, but increased in the F2- and F3-generations.

Under mass-rearing the cross breeding of *parallelus* × *montanus* resulted in a normal and vital progeny over three generations, without effective premating and/or postzygotic isolation mechanisms. Following this, in syntopic wild populations of both species mainly ecological barriers (due to habitat preferences and adult phenology) should prevent cross breeding. And because of their *parallelus*-like habit, accidentally occurring hybrids are hard to detect.

Zusammenfassung

Im August 1986 wurden Imagines syntoper *Chorthippus parallelus* und *Ch. montanus* in ein Warmhaus gebracht und deren Nachkommen über drei Generationen durchgezogen. Mit F1-Tieren sind 1987 Kreuzungen von *parallelus*-♀ × *montanus*-♂ und *montanus*-♀ × *parallelus*-♂ (ohne Rückkreuzungen) unter Massenhaltung vorgenommen und deren Nachkommen ebenfalls über drei Generati-

[1] Beide Arten werden nachfolgend meist nur als Epitheta (oder deren Kürzel) *parallelus* (*par*) und *montanus* (*mon*) angegeben.

onen gehalten worden. Von den jeweiligen Käfigpopulationen (der Reinarten und deren Hybriden) wurden Imaginalmerkmale gemessen sowie Flügeligkeit, Farbmorphen, Entwicklungs- und Fekunditätsparameter bestimmt.

Die F1- und F2-Hybriden (♂, ♀) entsprachen morphometrisch entweder *parallelus* oder waren intermediär (mit Tendenz zu *parallelus*). Bei den Stammarten (F1) schlüpften etwa zwei Drittel der Erstlarven nach einer Kühlephase, und ein Drittel schlüpfte erst nach zwei Kühlephasen. Der Schlupf von *montanus* war (gegenüber *parallelus*) im Mittel etwas verzögert und seine Juvenilstadien entwickelten sich etwas langsamer. Die Schlupfraten der *par*-♀ × *mon*-♂ (F1 und F2-Hybride) waren mit 72% und 62% deutlich niedriger als jene der Reinarten und der *mon*-♀ × *par*-♂ (F1- und F2-Hybride) mit 86-91%. Die Eizahl/Oothek wies in beiden F1-Hybridpopulationen ein Minimum auf und stieg in den F2- und F3-Hybridgenerationen wieder an.

Bei Massenhaltung ergaben wechselseitige Kreuzungen von *parallelus* × *montanus* normale und lebensfähige Nachkommen über mehrere Generationen, mithin ohne effektive präkopulatorische und/oder postzygote Isolationsmechanismen. Folglich dürften es in syntopen Wildpopulationen beider Arten vor allem ökologische Barrieren (Biotopwahl, Phänologie) sein, die eine Vermischung verhindern. Und zufällig auftretende Hybride sind infolge ihrer weitgehenden *parallelus*-Ähnlichkeit kaum als solche zu erkennen.

1 Einleitung

Obwohl *Chorthippus montanus* bereits 1825 von Touissant de Charpentier nach morphologischen Merkmalen als von *Ch. parallelus* getrennte Art beschrieben wurde, haben dies namhafte Orthopterologen (darunter Fischer, Brunner und Redtenbacher) anders und beide Taxa bestenfalls als "Sammelart" gesehen. Der Stein des Anstoßes blieb die Merkmalsüberschneidung, und es war FABER (1929), der anhand detaillierter morphometrischer Untersuchungen an größeren Serien nachwies, dass eine breite Variabilität der vermeintlichen Differentialmerkmale keine scharfe Trennung beider Arten ermöglicht, was nachfolgend LUX (1961), REYNOLDS (1980) und WILLEMSE (1995) an zahlreichen mittel- und westeuropäischen Populationen und Serien bestätigt fanden (vgl. Tab. 4). Allerdings fand FABER (1929) klare artspezifische Unterschiede in den Lautäußerungen der Männchen (Gewöhnlicher Gesang, Rivalen- und Paarungslaute), und seitdem gelten *Ch. parallellus* und *Ch. montanus* wieder als separate Arten. In deren syntopen Populationen verhörte Faber immer eindeutige Männchen beider Arten (ohne Intermediärgesänge), so dass er die Existenz von Wildkreuzungen (bei einer Sammelart ja naheliegend) für unwahrscheinlich hielt, es sei denn, im Kreuzungsfall wären Lautäußerungen und Tonapparat der einen [genetisch] dominant über jene der anderen Art (doch später untersuchte Einzelfälle waren intermediär – TSCHUCH & KÖHLER 1990, HOCHKIRCH & LEMKE 2011). Beim Vergleich der Kopulationsapparate stellte LUX (1961) weitere (geringfügige) Artunterschiede in zwei ♂- und sechs ♀-Merkmalen fest (Schlüssel-Schloss-Prinzip). Und in ihren Partnerwahlversuchen verliefen bei *par*-♀ × *mon*-♂ tatsächlich alle 10 negativ, während unter den 18 von *mon*-♀ × *par*-♂ immerhin zwei mit langer und ein Versuch mit kurzer Kopula waren, wobei das *mon*-♀ nur dann bereit war,

wenn (aus unmittelbarer Käfignachbarschaft) der Gesang eines *mon*-♂ zu hören war. In den Jahren 2006/07 führten HOCHKIRCH & LEMKE (2011) wiederum Partnerwahlversuche und dazu noch Kreuzungsexperimente mit *parallelus* × *montanus* durch. Bei der Partnerwahl (Verhalten vor Kopulation) – und etwas anders als bei LUX (1961) – unterschieden Männchen beider Arten sowie *parallelus*-♀ nicht zwischen den Partnern, während gerade *montanus*-♀ öfter arteigene Männchen bevorzugten. Doch von letztlich sieben Kopulationen der *parallelus*-♂ war nur eine und von neun Kopulationen der *montanus*-♂ waren nur zwei heterospezifisch. Im Hybridisierungsexperiment schlüpften aus allen Kreuzpaarungen Larven mit unterschiedlicher Überlebensdauer, von denen 15 ♂ (fast alle mit Flügeldeformationen, daher gesangsunfähig) und 14 ♀ das Imaginalstadium erreichten. Bei Rückkreuzung unterschieden die nur noch verfügbaren Hybrid-♀ nicht zwischen den Elternarten (HOCHKIRCH & LEMKE 2011). Diese Ergebnisse belegen eine ausgeprägte (wenn auch nicht ausschließliche) präkopulatorische Isolation, während postzygotische Effekte eher als schwach eingeschätzt werden müssen, so dass Hybride durchaus überleben können (HOCHKIRCH & LEMKE 2011).

Vor dem Hintergrund dieser recht klaren, wenn auch noch fragmentarischen Befunde (freilich noch ohne jene von HOCHKIRCH & LEMKE 2011) sollte im nachfolgend beschriebenen Experiment seinerzeit nur probiert werden, ob fortpflanzungsfähige Hybride von beiden Arten tatsächlich entstehen können (was ja nicht bekannt war). Anstelle von Partnerwahlversuchen (mit Verhaltensbeobachtungen) wurde aus rein technischen Gründen aber eine Gruppenhaltung (ohne Individualbeobachtungen) gewählt, kommen Heuschrecken auf einer Wiese ja auch oft als gemischte Gruppen vor. Dabei wurde rasch klar, dass sich *parallelus* und *montanus* nicht nur problemlos kreuzen lassen, sondern dass deren Hybride auch über mehrere Generationen gezogen werden konnten, so dass der Versuch irgendwann abgebrochen wurde. Hier werden nun die einbezogenen Stamm- und Hybridpopulationen anhand morphometrischer und reproduktionsökologischer Kenngrößen charakterisiert und soweit möglich miteinander verglichen. Dagegen schlug der bioakustische Teil seinerzeit aus transport- und haltungstechnischen Gründen weitgehend fehl und die wenigen Erkenntnisse (von drei ♂ sangen zwei intermediär) wurden bereits damals kurz mitgeteilt (TSCHUCH & KÖHLER 1990). Die in enger Anlehnung an das hier thematisierte Beispiel geführte Diskussion fokussiert auf die Isolations- und Kreuzungsproblematik und beleuchtet den Kontext an Befunden zu interspezifischen Hybridisierungen in der Gattung *Chorthippus.*

2 Material und Methode

2.1 Gesamtexperiment und Auswertungsgrenzen

Das hier beschriebene Experiment lief unter Gewächshausbedingungen vom 13.08.1986 bis zum 21.06.1990 über drei Reinarten- und drei wechselseitige Hybridgenerationen (ohne Rückkreuzungen mit den Reinarten), wobei die Auswertung auf etwa 300 Imagines, 500 Ootheken und > 2100 Eiern beruht (Tab. 1).

Tab. 1: Ausgewählte generationsbezogene Individuenzahlen, auf denen die Ergebnisse aus den Experimenten mit den beiden Stammarten und deren Hybriden hauptsächlich beruhen.

Taxon / Stadium	**1986/87**	**1987/88**	**1988/89**	**1989/90**	**Gesamt**
***Ch. parallelus* (rein)**					
Imagines (♀+♂) zur Zucht	12+9	20+24	10+10		42+43
Ootheken	43	55	52		150
Eier	195	161	202		558
***Ch. montanus* (rein)**					
Imagines (♀+♂) zur Zucht	12+9	26+26	12+14		50+49
Ootheken	46	32	71		149
Eier	272	75	200		547
***par-*♀ × *mon-*♂**					
Imagines (♀+♂) zur Zucht		10+10 (rein)	5+7 (Hybride)	10+10 (Hybride)	25+27
Ootheken		27 (von *par-*♀)	35	34	96
Eier		79	207	211	497
***mon -*♀ × *par-*♂**					
Imagines (♀+♂) zur Zucht		10+10 (rein)	8+10 (Hybride)	10+10 (Hybride)	28+30
Ootheken		36 (von *mon-*♀)	36	30	102
Eier		100	241	170	511

Zunächst besteht die Schwierigkeit, bei syntopen Stammpopulationen einen Kreuzungsversuch sofort mit Freilandtieren anzusetzen. (1) Um Vorpaarungen auszuschließen, müsste man mit späten Nymphen (L4) beginnen, doch bei diesen lassen sich *Ch. parallelus* und *Ch. montanus* nicht immer sicher trennen. (2) Die Imaginalhäutung von *parallelus* liegt etwas früher als jene von *montanus*, folglich sind *paralleli* beim Fang bereits etwas älter als *montani*. (3) Dies wiederum macht einen Beginn mit halbwegs gut unterscheidbaren Imagines problematisch, kann doch nicht ausgeschlossen werden, dass (besonders *parallelus*-) Weibchen vielleicht doch schon Sperma (der arteigenen Männchen) in ihren Spermatophoren haben. Infolgedessen wurde mit einer Vorzucht der Stammarten begonnen, und erst deren Nachkommen (F1) sind als späte Nymphen zur Hybridisierung verwendet worden. Allerdings sind sowohl Stammpopulationen wie F1-Nachkommen nachträglich auf ihre Differentialmerkmale und Artzugehörigkeit überprüft worden (vgl. Kap. 3.1).

Hinsichtlich der Haltungsbedingungen bestand nur die Möglichkeit von Kompaktversuchen mit vielen Tieren in wenigen Käfigen, was zwei nachteilige Folgen hatte. (1) Es war nur die einfachste "statistische" Auswertung der Daten, mit Median (Minimum – Maximum), möglich. (2) Solche Massenhaltungen führten unausweichlich zu einem hohen Anteil an makropteren Weibchen (und Männchen), die eine geringere Reproduktion als die "normalflügeligen" und einzelne Merkmalsverschiebungen aufweisen (RITCHIE et al. 1987, KÖHLER 2002). Hinzu kommt, dass bei den hohen Makropterenanteilen die Flügellänge als morphometrischer Differentialparameter nicht genutzt werden kann. Dies mahnt zu jeglicher Vorsicht bei Interpretationen selbst dann, wenn ohnehin nur zeitgleich und räumlich nebeneinander laufende Zuchtlinien verglichen werden.

2.2 Herkunft der Stammpopulationen

Die beiden Stammpopulationen wurden aus dem Harzgrund ostsüdöstlich von Suhl/Thüringen, Kreis Hildburghausen, eingetragen (MTBQ 5430/1, im Mittelteil 50°35'14 N / 10°43'42 E, 543-550 m ü.NN – Abb. 1). Es war zu jener Zeit die einzige mir bekannt gewordene und zudem gut zugängliche Stelle (mit der Bahn Jena-Suhl), an der beide *Chorthippus*-Arten auf engstem Raum nebeneinander in ausreichend großen Populationen vorkamen, denen die Entnahme einiger Tiere nicht schadete. Dem vorausgegangen war eine 1981/82 von Steffen Schimmel durchgeführte und vom Biologielehrer Hartmut Kempf betreute Schüler-Belegarbeit an der Erweiterten Oberschule "Artur Becker" in Suhl zu den Heuschrecken im NSG "Harzgrund" (SCHIMMEL 1988), für deren fachliche Beratung in Jena angefragt wurde.



Abb. 1: Harzgrund bei Suhl/Thüringen. Bachbegleitend haben hier *Chorthippus montanus* und *Ch. parallelus* (sonst noch verstreut im Gebiet) ein syntopes Vorkommen. 30.06.2002, Foto: H. Wenzel.

Der Harzgrund ist eine allseits von Fichtenforsten umgebene, langgestreckt ansteigende Bergwiese (528-589 m ü.NN) von 1800 m Länge, 50-450 m Breite und 14,5 ha Fläche (NSG). Nach den damaligen langjährigen Mittelwerten 1951-1980 der Klimastation Meiningen (450 m ü.NN, 22 km westlich) betrugen im Großraum die Durchschnittstemperatur im Jahr 6,9 °C und für die Monate Mai-September 13,7 °C, der Niederschlag (Messstation Altendambach – 500 m ü.NN, unmittelbar im SW des Harzgrundes) im Jahr 937 mm und in den Monaten Mai-September 412 mm (VEIT et al. 1987). Der Nordosten des Harzgrundes gehört zum steileren Mittelgebirgsbereich (Inklination um 25°) auf Quarzporphyr, der Südosten zum Rotliegenden und der Südwesten zum flacheren Buntsandsteinland (um 15°), und vor allem im Talbereich überlagern 1-2 m mächtige periglaziale Schuttdecken und (teils anmoorige) holozäne Sedimente. Den Harzgrund durchfließt ein mehrfach noch von Hangquellmulden gespeister Bach (Abb. 1), der im mittle-

ren und unteren Bereich in einer schmalen, häufig (nach Schneeschmelze und anhaltendem Starkregen) überfluteten Talsohle mäandriert (GÖRNER et al. 1984, WENZEL et al. 2012). Beidseits dieses Baches kamen *Chorthippus montanus* (mit kleineren Vorkommen an den durch Quellaustritte trittnassen Rändern im Mittelteil) und *Ch. parallelus* (im weiteren Randbereich des Baches sowie im gesamten Gebiet) nebeneinander vor, zusammen mit zwölf weiteren, für den wechselfeuchten Waldwiesen-Bach-Komplex nachgewiesenen Heuschreckenarten (SCHIMMEL 1988). Eine seit 1969 betriebene intensive Pflege des Gebietes (ehrenamtlich durch Herrn Kempf und Mitstreiter) führten zum Erhalt und sehr guten Zustand dieses für den Artenschutz bedeutenden nährstoffarmen Bergwiesen-Komplexes mit Kreuzblümchen-Borstgrasrasen (Polygalo-Nardetum), Waldstorchschnabel-Goldhaferwiese (Geranio-Trisetetum) und Braunseggensumpf (Caricetum fuscae) (zusf. GÖRNER et al. 1984, WENZEL et al. 2012).

2.3 Haltung, Zucht und Konservierung

Die Stammpopulationen von *Chorthippus parallelus* und *Ch. montanus* (jeweils 12 ♀ und 9 ♂, Imagines) für die Zuchten und Teilexperimente wurden am 13.08.1986 aus dem Harzgrund geholt (vgl. Kap. 2.2). Die gezielt gekescherten oder handgefangenen Tiere sind nach Arten getrennt in Transportkäfige (L 15 × B 10 × H 23 cm) verbracht und mit einer Grasmischung des dortigen Bergwiesen-Komplexes (*Festuca rubra*, *Trisetum flavescens*, *Nardus stricta*) gefüttert worden. In Jena kamen die Heuschrecken artgetrennt in größere Zuchtkäfige in ein Warmhaus mit tageszeitlich schwankender Abiotik, sie wurden zunächst noch mit den mitgebrachten Bergwiesengräsern, danach aber in allen weiteren Ansätzen mit überwiegend am Jenaer Saale-Ufer geschnittenen Knaulgras (*Dactylis glomerata*) gefüttert. Zur Eiablage dienten Plastebehälter (Margarineschachteln) mit einem feingesiebten, regelmäßig angefeuchteten Gartenerde-Sand-Gemisch. Die Reinpopulationen beider Arten wurden über vier Generationen gehalten, von denen drei hier berücksichtigt sind (Tab. 2). Die Haltung erfolgte in mittleren (L 26 × B 26 × H 41 cm; ca. 0,07 m² Grundfläche und 0,03 m³ Volumen) und großen Käfigen (36 × 36 × 48 m; ca. 0,13 m² und 0,06 m³).

Das eigentliche Kreuzungsexperiment wurde am 28.05.1987 mit den F1-Nachkommen der Stammpopulationen angesetzt. Für jede der wechselseitigen Kreuzungen *parallelus*-♀ × *montanus*-♂ und *montanus*-♀ × *parallelus*-♂ wurden 10 ♀ und 10 ♂ (L3/L4, einzelne frisch gehäutete *par*-Imagines) in einen Käfig zusammengebracht. Die Zucht erfolgte unter den oben geschilderten Bedingungen, wobei ebenfalls drei Generationen berücksichtigt wurden (Tab. 3).

Die Temperatur in den Kühlschränken (zur 'Überwinterung' der Ootheken, Ø 4-8 °C) und in den Kabinen im Gewächshaus (Warmhaus; hier Schlupf, Juvenil- und Imaginalentwicklung sowie Eiablage) wurden von mechanischen Thermographen (VEB Feingerätebau Drebach – heute wieder K. Fischer GmbH) aufgezeichnet, deren Streifen jeweils zu Wochenbeginn gewechselt werden mussten. Aus den Tageskurven im Warmhaus wurden die Tagesmittel und aus denen weitere Durchschnittstemperaturen für Schlupfzeiträume ermittelt (vgl. Tab. 15 und 17). Nach einer ersten Kühlephase der Ootheken erfolgte der Hauptschlupf und nach einer anschließenden zweiten Kühlephase der Nebenschlupf noch aus solchen Eiern, deren Embryonen offensichtlich zweimal überwinterten.

Tab. 2: Laborhaltung der Stammpopulationen von *Chorthippus parallelus* und *Ch. montanus* aus dem Harzgrund bei Suhl und deren F1- und F2-Nachkommen. Fett: Beginn der F1- und F2-Laborgeneration sowie des Hybrid-Experiments (weiter Tab. 3). Unter Datum: fortlaufende Zuchten nach Hauptschlupf. mik - mak: normalflügelige (eigentlich brachyptere) - langflügelige Tiere.

Datum	***Chorthippus parallelus***	***Chorthippus montanus***
13.08.**1986**	12 ♀ + 9 ♂ (nur Imagines) aus Freiland	12 ♀ (davon 3 L4) + 9 ♂ (davon 1 L4) aus Freiland
12.09.	43 Ootheken, davon 13 abgezweigt (Embryonalentwicklung, Eimaße und Ei-Wasserhaushalt) und 30 zur Weiterzucht	46 Ootheken, davon 16 abgezweigt (Embryonalentwicklung, Eimaße und Ei-Wasserhaushalt) und 30 zur Weiterzucht
03.10.	jeweils 30 Ootheken in 1. Kühlephase (Kühlschrank 2 °C, ca. 6 Monate)	
08.04.**1987**	jeweils 30 Ootheken in Wärme (Gewächshaus)	
18./19.05.	**F1-Hauptschlupf** beendet, Entwicklungs- und Farbpolymorphismus, je 30 Ootheken in 2. Kühlephase (ca. 3,5 Mon.)	
	02.09. je 30 Ootheken in Wärme (Gewächshaus)	
	28.09. F1-Teilschlupf nach 2. Kühlephase beendet	
	27.10.-20.11.Weiterzucht (F1 pt.) zur Imago, Flügeligkeit und Farbpolymorphismus	
	20.11. alle Imagines konserviert, 30 Ootheken in 3. Kühlephase (5 Mon.)	20.11. alle Imagines konserviert, 18 Ootheken in 3. Kühlephase (5 Mon.)
	13.04.88 30 Ootheken in Wärme	13.04.88 18 Ootheken in Wärme
	bis 01.06. 4 L1 geschlüpft, nur 1 L3 überlebt, Haltung (F1 pt.) beendet	bis 01.06. 22 L1 geschlüpft, Haltung (F1 pt.) beendet
19.05.	Entwicklungs- und Farbpolymorphismus (L3-L4) ermittelt	
28.05.	**10 ♀ + 10 ♂ (L3/L4) für Hybrid-Experiment → Tab. 3**	**10 ♀ + 10 ♂ (L3/L4) für Hybrid-Experiment → Tab. 3**
	übrige Tiere Weiterzucht bis Imago	
09.06.	20 ♀ (5 mik + 15 mak) und 24 ♂ (11 mik + 13 mak) zur Weiterzucht, übrige Im. sukzessive bis 04.07. konserviert	Stadien gestreut (L3- Im)
26.06.		20 ♀ (11 mik + 9 mak) und 20 ♂ (6 mik + 14 mak) zur Weiterzucht, übrige Im. sukzessive bis 01.07. konserviert
28.07.	noch 13 ♀ und 10 ♂ lebend, diese konserviert; 55 Ootheken	noch 13 ♀ + 9 ♂, diese konserviert; 32 Ootheken
13.08.	55 Ootheken in 1. Kühlephase (8 Mon.)	32 Ootheken in 1. Kühlephase (8 Mon.)
13.04.**1988**	55 Ootheken in Wärme	32 Ootheken in Wärme
bis 01.06.	**F2-Hauptschlupf** beendet, 55 Ootheken in 2. Kühlephase (ca. 3 Mon.)	**F2-Hauptschlupf** beendet 32 Ootheken in 2. Kühlephase (3 Mon.)
	07.09.55 Ootheken in Wärme	07.09. 32 Ootheken in Wärme
	bis 19.10. kein weiterer Teilschlupf nach 2. Kühlephase (Ootheken teils ± zerfallen)	bis 19.10. kein weiterer Teilschlupf nach 2. Kühlephase
17.06.	F2-Weiterzucht bis Imago, Farbpolymorphismus und Flügeligkeit (Im)	
22.06.	10 ♀ und 10 ♂ (alle mik) zur Weiterzucht	12 ♀ (10 mik + 2 mak) + 14 ♂ (7 mik + 7 mak) zur Weiterzucht
27.07.	7 ♀ + 7 ♂ übrig, konserviert; 52 Ootheken noch in Wärme	8 ♀ + 4 ♂ übrig, konserviert; 71 Ootheken noch in Wärme
13.08.	52 Ootheken in Kühle	71 Ootheken in Kühle

Tab. 3: Laborhaltung der Hybridpopulationen (F1, F2, F3 pt.) von *Chorthippus parallelus* × *Ch. montanus*.

Datum	***parallelus*-♀× *montanus*-♂**	***montanus*-♀× *parallelus* -♂**
28.05.**1987**	10 *par*-♀ (L4, einzelne Im) × 10 *mon*-♂ (L3/L4)	10 *mon*-♀ (L3/L4) × 10 *par*-♂ (L4, einzelne Im)
24.07.	27 Ootheken; restl. 5 ♀ + 8 ♂ konserviert	36 Ootheken; restl. 6 ♀ + 7 ♂ konserviert
13.08.	27 Ootheken in 1. Kühlephase (9 Mon.)	36 Ootheken in 1. Kühlephase (9 Mon.)
03.05.**1988**	27 Ootheken in Wärme	36 Ootheken in Wärme
10.06.	Hauptschlupf beendet (**F1-Hybridgen**.), 27 Ootheken in 2. Kühlephase (3 Mon.)	Hauptschlupf beendet (**F1-Hybridgen**.), 36 Ootheken in 2. Kühlephase (3 Mon.)
	07.09.88 - 27 Ootheken in Wärme	07.09.88 - 36 Ootheken in Wärme
	29.10. Teilschlupf beendet	29.10. Teilschlupf beendet
28.06.-03/04.08.	5 ♀ × 7 ♂ (alle mik) zur Weiterzucht, übrige Im präpariert; zuvor Farbmorphen und Flügeligkeit ermittelt	8 ♀ × 10 ♂ (alle mik) zur Weiterzucht, übrige Im präpariert; zuvor Farbmorphen und Flügeligkeit ermittelt
13.08.	35 Ootheken, davon (nach Vermessen) 32 in 1. Kühlephase (8 Mon.) und 3 geöffnet (Ei-Charakteristik)	36 Ootheken, davon (nach Vermessen) 30 in 1. Kühlephase (8 Mon.) und 6 geöffnet (Ei-Charakteristik)
20.04.**1989**	15 Ootheken in Wärme → Eier für Wasserhaushalt Postdiapause / Wärme; 17 Ootheken weiter in Kühle (+ ca. 3 Wo)	15 Ootheken in Wärme → Eier für Wasserhaushalt Postdiapause / Wärme; 15 Ootheken weiter in Kühle (+ ca. 3 Wo)
08.05.	18 Ootheken in Wärme	21 Ootheken in Wärme
22.05.-02.06.	Hauptschlupf (**F2-Hybridgeneration**)	
	07.06. - 18 Ootheken in 2. Kühlephase (3 Mon.)	07.06. - 21 Ootheken in 2. Kühlephase (3 Mon.)
	01.09. kein Schlupf nach 2. Kühlephase, Oothekenkontrolle	01.09. kein Schlupf nach 2. Kühlephase, Oothekenkontrolle
22.06.	10 ♀ (mik) + 10 ♂ (9 mik + 1 mak) zur Weiterzucht; vorher von allen Im Farbmorphen und Flügeligkeit ermittelt	10 ♀ (7 mik + 3 mak) + 10 ♂ (mik) zur Weiterzucht; vorher von allen Im Farbmorphen und Flügeligkeit ermittelt
	28.06.-13.07. - je 4 ♀ + 5 ♂ zur Bioakustik nach Halle (Dr. Tschuch)	
01.08.	noch lebend 3 ♀ + 1 ♂, konserviert; 34 (17+17) Ootheken, diese in Kühle (8,5 Mon)	noch lebend 3 ♀, konserviert; 30 (15+15) Ootheken, diese in Kühle (8,5 Mon)
19.04./08.05.**1990**	je 17 Ootheken zeitversetzt in Wärme	je 15 Ootheken zeitversetzt in Wärme
05.-28.05.	Hauptschlupf (**F3-Hybridgen**.) in beiden Ansätzen	
	19.06-02.08. – 11 ♂ + 6 ♀ (L4, Im) zur Bioakustik nach Halle (Dr. Tschuch)	19.06-02.08. – 15 ♂ + 9 ♀ (L4, Im) zur Bioakustik nach Halle (Dr. Tschuch)
22.05./01.06.	Oothekenkontrolle auf Resteier	
18./21.06.	Farbmorphenkontrolle; Resttiere verworfen, Haltung aufgelöst	

Einige im Laufe des Experiments (1986-1990) anfallende Heuschrecken (meist Imagines) wurden in 70%igem Ethylalkohol konserviert (alle 1-2 Jahre nachgefüllt) und sind erst im Vorfeld der Manuskriptentstehung (Jan/Feb 2013) vermessen und anderweitig ausgewertet worden (vgl. Kap. 2.4). Zudem liegen noch einige trocken präparierte, rechtsseitig gespannte Hybride vor: *par*-♀ × *mon*-♂ (4 ♀ - 28.06.88) und *mon*-♀ × *par*-♂ (5♀, 5♂ - 28.06.-06.07.88), von denen einige fotografiert wurden (vgl. Abb. 2 und 3).

2.4 Bestimmung der morphometrischen Parameter

Körpermaße (Imagines). Es sind Imagines beider Stammpopulationen (*par* – 18, *mon* – 20), ihrer F1-Nachkommen (*par* – 12, *mon* – 14) sowie deren F1- und F2-Hybriden (n= je 35) vermessen worden. Dazu sind einige der beide Arten tendenziell trennenden Differentialmerkmale sowie – als relatives Größenmaß – der Postfemur in beiden Geschlechtern unter einem Stereomikroskop (SM XX – VEB Carl Zeiss Jena) mit Okularmikrometer in Teilstrichen gemessen worden: unter 8-facher Vergrößerung die Längen von Prozona/Metazona (des Pronotums), Tegmen, Ala und Postfemur, bei Weibchen dazu noch der oberen Gonapophyse (des Ovipositors), unter 20-facher Vergrößerung bei Männchen die Länge der Schrillleiste (alle Maße vom jeweils rechten Körperteil). Mittels eines Objektmikrometers wurde für die jeweilige Vergrößerung der Umrechnungsfaktor eines Teilstrichs in Millimeter ermittelt, und alle Zahlen sind daraufhin in Millimeter umgerechnet worden. Unter 30-facher Vergrößerung wurden die Schrillzäpfchen (♂) am abgetrennten und etwas angetrockneten rechten Hinterschenkel gezählt. Sämtliche Messungen und Zählungen erfolgten an über 25-27 Jahre in 70%igem Ethylalkohol konservierten Imagines, die danach verworfen wurden.

Flügeligkeit. Durch das obligatorische Auftreten makropterer (hier für holoptere stehend) Individuen in allen Zuchtlinien und deren Einfluss auf Körpermerkmale und Fekundität wurde deren Anteil (♀, ♂, Gesamt) nach Imaginalhäutung mit erfasst und hier für die F1-Nachkommen der Stammpopulationen (n=135), deren F2 (n=129) sowie der F1-Hybridpopulationen (n=104) mit angegeben (vgl. Tab. 9, 10 und 11). Einige Daten zu *parallelus* sind dabei schon einmal in einen Makropterie-Beitrag eingeflossen (KÖHLER 2002).

Farbmorphen. Um eine Vorstellung von der anteiligen Grün-Braun-Verteilung in den einzelnen Zuchtlinien zu bekommen, wurden während des Experiments jeweils die lebenden Tiere (L3-Imago, teils nach Geschlecht getrennt) den fünf Hauptfarbmorphen (vgl. KÖHLER 2006) zugeordnet. Berücksichtigt sind hier neben den beiden Stammpopulationen (n=42) deren F1- (n=147) und F2-Nachkommen (n=148) sowie die F1-(n=121) und F2-Hybridgenerationen (n=116) (vgl. Tab. 12 und 13).

Ootheken- und Eigrößen. Ootheken und Eier sind unmittelbar während der Experimente vermessen und gewogen worden. Es wurden jeweils die Längen und Durchmesser der (vorher gesäuberten) Ootheken (bei 8-facher, Wanddicken bei 20-facher Vergrößerung) und Eier (bei 12,5-facher Vergrößerung) mit einem Okularmikrometer wie oben beschrieben vermessen. Die Eimassen von *parallelus* und *montanus* wurden aus den Ablagen der Stammpopulationen vom Harzgrund in einem Experiment zum Wasserhaushalt bestimmt, und zwar die Frischmassen zu Beginn (17.09.1986, jeweils n=20), die Trockenmassen am Ende (30.10.1986, nach 15 h bei 80 °C im Trockenschrank, jeweils n=20) eines Prädiapause-Ansatzes. Dazu wurden die auf trockenem, feingesiebtem Sand gelagerten Eier auf einem Stanniol-Wägeschälchen einzeln mit einer Spiralfederwaage (Genauigkeit 0,02 mg) gewogen.

2.5 Bestimmung der Entwicklungs- und Reproduktionsparameter

Schlupfzeiten. In der Regel schlüpfen *Chorthippus*-Larven erst nach einer der Eiablage (und Prädiapause) nachfolgenden mehrmonatigen Kühlephase aus den Eiern, und dann mit einer bestimmten zeitlichen Schlupfstreuung. Als Schlupfbeginn (aus einer Eipopulation in den eingegrabenen Ootheken) wird die Zeit (in Tagen) vom Warmstellen der Ablageschalen (im Gewächshaus) bis zum Schlupf der ersten Erstlarve (L1) bezeichnet. Die Schlupfmitte ist dann jener Zeitpunkt, an dem die Hälfte aller am Ende geschlüpften Tiere vorhanden ist, wobei unter höheren Temperaturen und bei Massenschlupf Beginn und Mitte auch zusammenfallen können. Der Schlupfzeitraum ist dann die gesamte Zeit, während der Schlupf stattfand, also von der ersten bis zur letzten L1 (auch mit Unterbrechungen). Aufgrund unregelmäßiger Tagesmitteltemperaturen können sich bei gleichem Schlupfansatz die Durchschnittstemperaturen für die einzelnen Schlupfzeiten etwas unterscheiden (vgl. Tab. 15 und 17).

Schlupfrate. Im hier geschilderten Experiment ist der Hauptschlupf aus einer Eipopulation jener nach der ersten, der Nachschlupf jener nach der zweiten Kühlephase. Die Schlupfrate ist dann die Zahl der insgesamt geschlüpften Erstlarven (nach beiden Kühlephasen) anteilig an der entsprechenden Eizahl. Diese wiederum ergibt sich aus der L1-Zahl und den nach Schlupfende in den Ootheken immer noch verbliebenen Resteiern. Letztere sind – falls befruchtet – noch auf ihren embryonalen Entwicklungsstand (Anatrepsis, Blastokinesis = Überwinterungsstadium, Katatrepsis) überprüft worden.

Juvenilentwicklung. Diese ließ sich in den Massenzuchten am einfachsten dadurch verfolgen, dass in regelmäßigen Abständen die Exuvien aus den Käfigen entnommen und deren Stadien bestimmt wurden. In einem Nebenexperiment wurden von *parallelus* und *montanus* von den am 22.-24.05.1989 geschlüpften Erstlarven jeweils 50 angesetzt und deren Entwicklung (und Mortalität, bei Ø 26,4 °C) in Abständen von wenigen Tagen parallel in zwei großen Käfigen bis zur Imago verfolgt. Der mittlere Entwicklungsstand an einem bestimmten Tag errechnete sich aus den mit den Stadienzahlen (1=L1 bis 5=Imago) multiplizierten jeweiligen Individuenzahlen, und dieser Produktsumme geteilt durch die Gesamtindividuenzahl (vgl. Abb. 4).

Ovariolenzahl. Dazu wurden die Abdomina von unterschiedlich lange Zeit in 70%igem Ethylalkohol konservierten Weibchen beider Arten ventral aufgeschnitten und die Ovarien herausgenommen. Bei Weibchen mit bereits weitgehend entwickelten Eiern war die Zählung der Ovarien (da nicht alle Terminaloozythen entwickelt sein müssen) oft unmöglich, so dass solche Tiere unberücksichtigt blieben. Die summarischen Angaben zur Ovariolenzahl beziehen sich allerdings auf Weibchen unterschiedlicher regional-thüringischer Herkünfte, welche sich im Detail nicht mehr nachvollziehen lassen (Samietz & Köhler, in litt.).

Oothekenzahl. Nach Auslaufen der jeweiligen Imaginalhaltung wurden die Ablagebehälter auf Ootheken kontrolliert, die in 1-2 cm Tiefe in das Gartenerde/Sand-Gemisch gelegt oder dort (besonders von *montanus*) auch an die Behälterwände geklebt worden waren. Die Ootheken wurden in Wasser gereinigt, gezählt, teils vermessen, einige geöffnet, doch die meisten zur Weiterzucht wieder eingegra-

ben. Nach Berechnung einer mittleren Weibchenzahl (unter Berücksichtigung der Sterblichkeit während der Ablagephase) ließ sich dann noch die Ø-Oothekenzahl pro Weibchen ermitteln.

Eizahl/Oothek. Hierzu wurden entweder Ootheken separiert, geöffnet und die Eier direkt gezählt oder nach Schlupfende ist aus den geschlüpften Tieren und den Resteiern auf die Eizahl geschlossen und diese anteilig an den beteiligten Ootheken berechnet worden. Aus den Durchschnittswerten von Oothekenzahl/♀ und Eizahl/Oothek errechnete sich die mittlere Eizahl/Weibchen.

3 Ergebnisse

3.1 Morphometrische Parameter

Körpermaße

Um zunächst die Artzugehörigkeit der Stammpopulationen zu bestätigen und danach die (tendenziellen) Merkmalsverschiebungen bei den Hybriden festzustellen, bedarf es ausgewählter <u>Differentialmerkmale</u> (normalflügeliger Tiere), welche *Chorthippus parallelus* und *Ch. montanus* trennen. Solche mess- oder zählbaren Merkmale (und/oder deren Quotienten) sind vor allem von FABER (1929), LUX (1961), REYNOLDS (1980) und WILLEMSE (1995) von zahlreichen Serien in ihren Variationsbreiten bestimmt worden und hier (in Tab. 4) als artvergleichende, wenn auch erheblich streuende und dadurch meist auch artüberlappende Orientierungsgrößen vorgegeben.

Tab. 4: Ausgewählte morphometrische Merkmale normalflügeliger Tiere [Mittelwerte (Min-Max) in mm; ohne Quotienten] zur Trennung von *Chorthippus parallelus* und *Ch. montanus*, zusammengestellt nach FABER (1929, mehrere Fundorte in Württemberg; F), LUX (1961, hier nur Wiesenfelden/Bayerischer Wald; L), REYNOLDS (1980, teils von Grafiken; aus mehreren europäischen Ländern; R) und WILLEMSE (1995, Niederlande; W). Fett: Merkmalspaare nicht oder nur wenig überlappend.

Merkmal	**Weibchen**		**Männchen**	
	parallelus	***montanus***	***parallelus***	***montanus***
Pro/Metazona	= oder > Querfurche oft hinter Mitte	= oder < Querfurche oft in der Mitte	= oder > Querfurche oft hinter Mitte	= oder < Querfurche oft in der Mitte
Tegmina	**6,4-7,5 F** 6,7 (5,2-8,6) L 6,8 (5,0-9,0) R **4,9-8,5 W**	**7,7-11,0 F** 8,7 (6,5-10,5) L 9,8 (6,4-10,4) R **8,0-10,7 W**	9,9 (8,5-11,7) F 9,0 (7,8-9,8) L 9,8 (7,3-11,4) R 7,8-10,6 W	10,5 (8,8-12,4) F 10,3 (8,3-11,7) L 11,0 (9,1-12,9) R 9,9-11,4 W
Alae	4,7 (3,7-6,3) L 4,0 (2,9-5,6) R **2,8-5,0 W**	6,4 (4,7-7,7) L 6,5 (4,4-8,4) R **4,4-8,1 W**	4,9 (3,8-7,0) F 5,0 (3,7-6,3) L 4,9 (3,1-6,9) R **3,3-6,0 W**	6,8 (4,9-9,4) F 6,9 (5,4-8,8) L 7,7 (5,2-10,1) R **6,0-8,5 W**
Gonapophysen, oben	**2,3 (2,1-2,2sic!) L**	**3,2 (2,2-3,6) L**	---	---
Schrillleisten	4,7 (4,1-5,4) L	5,7 (4,3-6,9) L	**4,0 (3,3-4,4) L** 3,8 (3,0-4,5) R	**4,8 (4,0-5,9) L** 4,4 (3,9-5,2) R
Schrillzäpfchen	**88 (69-103) F** **92 (77-105) L**	**138 (109-159) F** **133 (102-167) L**	**94 (80-108) F** 93 (75-130) L 94 (75-130) R 64-113 W	**138 (111-164) F** 143 (111-177) L 144 (102-175) R 98-144 W

Trotz der erheblichen morphometrischen Merkmalsstreuung lassen sich die meisten Individuen (♀, ♂) klar einer Art zuordnen. So sind in aller Regel Tegmina und Gonapophysen (bei ♀) sowie Alae und Schrillleisten (bes. ♂) bei *montanus* ein wenig länger und auch die Schrillzäpfchenzahl (♂, ♀) ist etwas höher als bei *parallelus* (Tab. 4).

Eine nachmalige Überprüfung der <u>Stammpopulationen</u> aus dem Harzgrund anhand einiger Differentialmerkmale ergab deren klare Trennung, woraus auf eine Trennung in beide Arten *Ch. parallelus* und *Ch. montanus* geschlossen wurde (vgl. Tab. 5 mit 4). Bei den Weibchen trennten besonders Prozona/Metazona und Gonapophysen, während Tegmina und Alae einzelner Individuen überlappten. Bei den Männchen trennten neben Prozona/Metazona beide Flügellängen sowie die Schrillzäpfchenzahlen und -dichten, während die Schrillleisten bei wenigen Tieren überlappten (Tab. 5). Erwartungsgemäß zeigte sich die klare Arttrennung auch bei den für die Kreuzung verwendeten Nachkommen der Stammpopulationen, also den noch artreinen F1-Individuen (Tab. 6). Bei den Weibchen trennten Prozona/Metazona, beide Flügel und Gonapophysen weitgehend überlappungsfrei. Bei den Männchen zeigte sich eine deutliche Trennung bei Prozona/Metazona und Alae, während bei Tegmina, Schrillleisten, Schrillzäpfchenzahl und -dichte einzelne Tiere überlappten (Tab. 6).

Tab. 5: Differentiale Körpermaße [jeweils rechtsseitig, Median (Min-Max) in mm] der Stammpopulationen aus dem Harzgrund bei Suhl.

Parameter	**Weibchen (n=10/12)**		**Männchen (n=8/8)**	
	parallelus	***montanus***	***parallelus***	***montanus***
Pro/Metazona	8 > / 2 <	8 < / 4 =	7 > / 1 =	5 = / 2 < / 1 >
Tegmen	7,0 (6,0-8,0)	9,9 (7,4-10,6)	9,7 (9,0-10,8)	11,6 (11,2-11,8)
Ala	4,0 (3,4-5,0)	6,0 (4,8-7,2)	4,4 (3,8-5,2)	(4,2) 7,3 (6,7-8,6)
Postfemur	12,0 (11,8-12,7)	11,8 (10,6-13,2)	9,8 (9,2-10,4)	9,8 (9,4-10,4)
Gonapophyse, oben	2,2 (2,1-2,5)	3,0 (2,5-3,2)	---	---
Schrillleiste	---	---	3,6 (3,2-4,6)	4,4 (4,2-4,8)
Zäpfchenzahl	---	---	84 (79-91)	(110) 128 (123-138)
Zäpfchen/mm	---	---	24 (20-25)	28 (26-32)

Tab. 6: Differentiale Körpermaße [jeweils rechtsseitig, Median (Min-Max) in mm] der zur Hybridisierung eingesetzten F1-Nachkommen der Stammpopulationen (Imagines noch Reinarten). Fett: Artmerkmale sollten auf diese Tiere zutreffen.

Parameter	**Weibchen (n=3-6)**		**Männchen (n=6-8)**	
	par-♀ × *mon*-♂	***mon***-♀× *par*-♂	*par*-♀ × ***mon***-♂	*mon*-♀× ***par***-♂
Pro/Metazona	4 > / 1 =	4 = / 2 <	8 =	7 >
Tegmen	7,1 (6,7-7,9)	10,0 (9,1-10,8)	11,3 (10,1-11,8)	9,4 (8,4-10,6)
Ala	5,0 (4,0-5,5)	6,4 (6,1-6,5)	(4,8) 7,9 (7,4-8,0)	4,8 (4,0-6,5)
Postfemur	11,6 (11,1-11,9)	11,4 (10,9-12,3)	9,6 (9,3-10,1)	9,9 (9,3-10,3)
Gonapophyse, oben	2,0 (2,0-2,1)	2,5 (2,1-3,2)	---	---
Schrillleiste	---	---	3,7 (3,5-4,7)	3,6 (3,2-3,9)
Zäpfchenzahl	---	---	114 (90-137)	95 (65-106)
Zäpfchen/mm	---	---	30 (26-33)	27 (20-31)

Die Postfemora der Weibchen (nicht aber der Männchen) waren in den F1 etwas kürzer als in den Stammpopulationen, während sie bei den F1- und F2-Hybriden unregelmäßig variierten (Tab. 5, 6, 7 und 8). Die anteilige Variationsbreite [(Max-Min)/Median] der Postfemora lag (als Ersatzmaß für die Körpergröße) bei Weibchen aller Zuchtlinien zwischen 6,0-8,2% (Ausnahmen: *montanus*-Stamm- und F1-Population mit 22%! bzw. 12,2%), bei den Männchen durchweg etwas höher zwischen 8,2-13%. Die Hybridisierung hat somit weder eine Verringerung noch eine höhere Variabilität der Körpergröße zur Folge, die jeweils als Hinweise auf negative postzygote Effekte gedeutet werden könnten.

In den F1-Hybridpopulationen wiesen in beiden Kreuzungslinien die Weibchen im Prozona/Metazona-Verhältnis eine individuelle Mischung der Ausgangsverhältnisse in beiden Stammarten auf. Dagegen waren die Gonapophysen durchweg recht kurz und lagen damit im *parallelus*-Bereich. Bei den Männchen fanden sich ebenfalls individuell streuende Prozona/Metazona-Verhältnisse, während die geringe Zahl an Schrillzäpfchen und deren niedrigere Dichte ebenfalls *parallelus* entsprachen (Tab. 7). Das Auftreten von fast ausschließlich makropteren Tieren in beiden Linien und Geschlechtern ließ leider keine Flügellängenvergleiche zu. Außerdem war zu berücksichtigen, dass nach Untersuchungen an *Ch. parallelus* sich infolge von Makropterie die Prozona-Länge und damit das Prozona/Metazona-Verhältnis verringert und der Sulcus in Pronotummitte rückt (RITCHIE et al. 1987), was einer Annäherung an die Verhältnisse bei *montanus* entspricht, wie sie zwar bei einigen F1-, nicht aber bei F2-Hybriden festzustellen waren (Tab. 7 und 8).

In den F2-Hybridpopulationen lagen bei Weibchen Prozona/Metazona und Gonapophysen abermals im *parallelus*-Bereich, während die Flügel ganz verschieden lang waren, darunter von kurz-dreieckig wie bei *parallelus* (und von diesem nicht zu unterscheiden) über intermediär bis zu lang-elliptisch, aber dennoch nie *montanus*-Längen erreichend (Tab. 8, Abb. 2 und 3). Bei den Männchen lagen Prozona/Metazona und Schrillleiste eindeutig im *parallelus*-Bereich, und auch Schrillzäpfchenzahl (bei gemischter Dichte), Tegmina und Alae tendierten vielfach zu *parallelus* (Tab. 8, Abb. 3).

Tab. 7: Körpermaße [jeweils rechtsseitig, Median (Min-Max) in mm] der F1-Hybridpopulationen *Ch. parallelus* × *Ch. montanus*. Fett: mit *parallelus* übereinstimmende Merkmale.

Parameter	**Weibchen (n=9/10)**		**Männchen (n=6/10)**	
	par-♀× mon-♂	*mon-♀× par-♂*	*par-♀× mon-♂*	*mon-♀× par-♂*
Pro/Metazona	3 > / 6 =	5 > / 4 = / 1<	4 >/2 =	4 > / 6 =
Tegmen	makropter	makropter	11,3 (sonst mak)	makropter
Ala	makropter	makropter	6,6 (sonst mak)	makropter
Postfemur	11,7 (11,3-12,0)	11,3 (10,7-11,7)	10,0 (9,1-10,4)	9,7 (9,2-10,0)
Gonapophyse, oben	**2,1 (2,0-2,6)**	**2,1 (2,1-2,5)**	---	---
Schrillleiste	---	---	3,9 (3,7-4,1)	3,5 (3,4-3,9)
Zäpfchenzahl	---	---	**97 (80-106)**	**92 (80-97)**
Zäpfchen/mm	---	---	24 (22-27)	24 (23-29)

Tab. 8: Körpermaße [jeweils rechtsseitig, Median (Min-Max) in mm] der F2-Hybridpopulationen *Ch. parallelus* × *Ch. montanus*. Fett: mit *parallelus* übereinstimmende Merkmale.

Parameter	Weibchen (n=7/10)		Männchen (n=7/11)	
	par-♀× *mon*-♂	*mon*-♀× *par*-♂	*par*-♀× *mon*-♂	*mon*-♀× *par*-♂
Pro/Metazona	**6> / 1=**	**7> / 3=**	**7>**	**11>**
Tegmen	8,9 (6,7-9,8)	7,6 (7,0-8,0)	10,6 (9,8-11,1)	9,8 (9,2-11,1)
Ala	5,5 (4,1-5,8)	4,7 (4,5-5,4)	5,7 (5,1-6,3)	5,1 (3,5-5,9)
Postfemur	12,2 (11,3-12,3)	11,4 (11,0-11,9)	9,7 (9,4-10,4)	9,4 (9,1-10,1)
Gonapophyse, oben	**2,4 (2,2-2,5)**	**2,4 (2,0-2,6)**	---	---
Schrillleiste	---	---	**3,6 (3,2-3,9)**	**3,5 (3,1-3,9)**
Zäpfchenzahl	---	---	**97 (90-105)**	105 (93-110)
Zäpfchen/mm	---	---	27 (26-29)	29 (26-33)



Abb. 2:
Weibchen der F2-Hybridgeneration von *parallelus*-♀ × *montanus*-♂, 07.1988.



Abb. 3:
Weibchen (oben) und Männchen (unten) der F2-Hybridgeneration von *montanus*-♀ × *parallelus*-♂, 07.1988.

Zieht man die verfügbaren Einzelmerkmale aller Individuen heran, so entsprachen diese bei den F1-Hybriden (n=52) zu 73% *parallelus*, zu 21% Intermediärformen und zu 6% *montanus*, bei den F2-Hybriden (n=109) zu 58% *parallelus*, zu 45% Intermediärformen und zu 2% *montanus*. Somit dominierte in den hybriden Zuchtlinien in beiden Geschlechtern nicht nur die *parallelus*-Morphometrie, sondern es lagen auch die meisten Intermediärformen näher an *parallelus* als an *montanus*, so dass zahlreiche Hybride gar nicht von *Ch. parallelus* zu unterscheiden waren (vgl. Tab. 7 u. 8 mit Tab. 5 u. 6).

Flügeligkeit

Grundsätzlich können beide *Chorthippus*-Arten und deren Hybriden (eigene Zuchten) in beiden Geschlechtern holoptere Morphen ausbilden (Maßvergleiche bei WILLEMSE 1995). Doch wurden während der Freiland-Aufsammlung der Stammtiere (im Harzgrund) weder bei *parallelus* noch bei *montanus* makroptere Tiere gefunden. Diese traten erwartungsgemäß erst im Gewächshaus bei Käfighaltung unter hohen Juvenildichten in allen Zuchtlinien und Generationen auf. Dabei haben unterschiedliche Haltungsdichten innerhalb einer Art wie zwischen den Arten und deren Hybriden auch etwas verschiedene, wenngleich nicht berechenbare Makropterenanteile (♀, ♂) zur Folge (KÖHLER 2002). So betrug bei den F1- und F2-Nachkommen der Stammpopulationen der Makropterenanteil hohe 70% und 77% bei *parallelus* und jeweils 52% bei *montanus* (dabei in den Geschlechtern stark streuend), wobei in beiden Generationen die Art-Unterschiede von etwa 20% wahrscheinlich auf verschiedene Dichten bei ähnlicher Juvenilmortalität von etwa einem Drittel aller Tiere (vgl. Kap. 3.2) zurückzuführen waren (Tab. 9 und 10).

Tab. 9: Individuenzahlen, Juvenilmortalität und Flügeligkeit bei den F1-Nachkommen der Stammpopulationen von *Chorthippus parallelus* (03.-09.06.1987) und *Ch. montanus* (22.06.-01.07.1987). In Klammern: jeweiliger normal- und langflügeliger Anteil in den Käfigpopulationen.

Art/Geschlecht	Erstlarven	Juvenilmortalität	Imagines	normalflügelig	makropter
parallelus-♀			44	18 (41%)	26 (59%)
parallelus-♂			39	7 (18%)	32 (82%)
par-Gesamt	126	34%	83	25 (30%)	58(70%)
montanus-♀			26	10 (38%)	16 (62%)
montanus-♂			26	15 (58%)	11 (42%)
mon-Gesamt	81	36%	52	25 (48%)	27 (52%)

Tab. 10: Individuenzahlen, Juvenilmortalität und Flügeligkeit bei den F2-Nachkommen der Stammpopulationen von *Chorthippus parallelus* (10.-24.06.1988) und *Ch. montanus* (10.-17.06.1988). In Klammern: jeweiliger normal- und langflügliger Anteil in den Käfigpopulationen.

Art/Geschlecht	Erstlarven	Juvenilmortalität	Imagines	normalflügelig	makropter
parallelus-♀			51	12 (24%)	39 (76%)
parallelus-♂			57	13 (23%)	44 (77%)
par-Gesamt	145	26%	108	25 (23%)	83 (77%)
montanus-♀			15	13 (87%)	2 (13%)
montanus-♂			16	7 (44%)	9 (56%)
mon-Gesamt	49	57%	21	10 (48%)	11 (52%)

In den F1-Hybridpopulationen lagen die Makropterenanteile (♀ und ♂) bei 56% und 75%, mit jeweils deutlich höheren Werten bei Weibchen (Tab. 11). Alles in allem waren in den Zuchtlinien meist über die Hälfte bis zu drei Viertel aller Individuen langflügelig, was wiederum eine geringere Reproduktionsleistung der Weibchen zur Folge hatte (vgl. Kap. 3.2).

Tab. 11: Individuenzahlen, Juvenilmortalität und Flügeligkeit in den F1- Hybridpopulationen *Ch. parallelus* × *Ch. montanus*. In Klammern: jeweiliger normal- und langflügeliger Anteil in den Käfigpopulationen.

Art/Geschlecht	Erstlarven	Juvenilmortalität	Imagines	normalflügelig	makropter
par-♀× *mon*-♂					
♀			14	5 (36%)	9 (64%)
♂			13	7 (54%)	6 (46%)
Gesamt	51	47%	27	12 (44%)	15 (56%)
mon-♀× *par*-♂					
♀			43	8 (19%)	35 (81%)
♂			34	11 (32%)	23 (68%)
Gesamt	89	14%	77	19 (25%)	58 (75%)

Farbmorphen

Von beiden Arten und deren Hybriden ließen sich die Individuen (♀, ♂) mehreren Hauptfarbmorphen zuordnen. Bei den Stammtieren aus dem Harzgrund dominierten bei *parallelus* die Morphen 'Grün, braune Beine' und 'Rückenstreifen', gefolgt von jeweils 14% 'Grün' und 'Braun'. Bei *montanus* hatten etwa zwei Drittel aller Tiere 'Rückenstreifen' und ein Drittel war 'Grün'. Dagegen fehlte beiden Arten – wohl wegen der ohnehin geringen Individuenzahlen – die seltene Morphe 'Grün, braune Seiten', und bei *montanus* dazu auch noch die Morphe 'Braun' (Tab. 12). Ähnliche Verteilungen traten auch in den (sehr viel individuenreicheren) F1- und F2-Generationen beider Reinarten auf. Bei *parallelus* herrschten 'Rückenstreifen' (40% / 43%) vor, dann aber folgten 'Braun' (29% / 28%) und in niedrigen Anteilen die übrigen Morphen. Auch bei *montanus* dominierte 'Rückenstreifen' (69% / 50%), hier aber gefolgt von 'Grün' (21% / 50%) und zwei weiteren Morphen, während 'Braun' abermals fehlte (Tab. 12).

Tab. 12: Anteile der Farbmorphen (%) in den Stammpopulationen von *Ch. parallelus* und *Ch. montanus* aus dem Harzgrund bei Suhl (13.08.1986) sowie bei deren F1- (19.05.1987) und F2-Nachkommen (10.06.1988).

Art/Geschlecht	Grün	Grün, br. Beine	Rückenstreifen	Grün, br. Seiten	Braun
Stammpopulationen					
par-♀	8	50	34	0	8
par-♂	22	22	34	0	22
***par*-Gesamt (n=21)**	**14**	**38**	**34**	**0**	**14**
mon-♀	17	8	75	0	0
mon-♂	44	0	56	0	0
***mon*-Gesamt (n=21)**	**29**	**4**	**67**	**0**	**0**
F1-Populationen					
par (L3-Im) (n=89)	8	19	40	4	29
mon (L3-Im (n=58)	21	0	69	10	0
F2-Populationen					
par (L4-Im) (n=118)	8	16	43	5	28
mon (L4-Im (n=30)	50	0	50	0	0

In den F1- und F2-Hybridlinien herrschte ebenfalls die Morphe 'Rückenstreifen' mit 40-76% vor, gefolgt von 'Grün' mit recht variablen Anteilen von 3-39%. Dagegen traten die Morphen 'Grün, braune Beine' und Braun' zwar in jeder Linie, aber da nur in jeweils einer Generation auf. Da bei *montanus* die braune Morphe durchweg fehlte, diese aber sowohl bei *mon*-♀ × *par*-♂ (F1) als auch *par*-♀ × *mon*-♂ (F2) auftrat, muss auch dies als Hinweis für eine genetische *parallelus*-Dominanz, und zwar seitens der Männchen wie der Weibchen, gewertet werden (Tab. 13).

Tab. 13: Anteile der Farbmorphen (%) der Hybridpopulationen *Ch. parallelus* × *Ch. montanus*, F1 (28.06.1988), F2 (22.06.1989).

Art/Geschlecht	**Grün**	**Grün, br. Beine**	**Rückenstreifen**	**Grün, br. Seiten**	**Braun**
F1-Hybride					
par-♀ × *mon*-♂					
♀	19	12	69	---	---
♂	15	10	75	---	---
Gesamt (n=36)	**17**	**11**	**72**	**---**	**---**
mon-♀ × *par*-♂					
♀	38	--	54	2	6
♂	40	--	51	6	3
Gesamt (n=85)	**39**	**---**	**53**	**3**	**5**
F2-Hybride					
par-♀ × *mon*-♂					
♀	8	---	67	---	25
♂	---	---	82	4	14
Gesamt (n=34)	**3**	**---**	**76**	**3**	**18**
mon-♀ × *par*-♂					
♀	21	24	52	3	---
♂	29	39	32	---	---
Gesamt (n=82)	**26**	**33**	**40**	**1**	**---**

Ootheken- und Ei-Größen

Tab. 14: Ootheken- und Eiparameter der Stammpopulationen von *Chorthippus parallelus* und *Ch. montanus* aus dem Harzgrund bei Suhl, Laborhaltung 13.08.-12.09.1986. Ovariolenzahl nach Samietz & Köhler, in litt. (Tierherkünfte gemischt); Teilstriche von Okularmikrometer (Vergrößerungen hinter Parameter) in mm umgerechnet.

Parameter	***Ch. parallelus***		***Ch. montanus***	
	n	**Median (min-max)**	**n**	**Median (min-max)**
Ootheken/♀	44	Ø 4	55	Ø 4,6
Ovariolenzahl	142	9 (7-11)	22	8 (7-9)
Eizahl/Oothek	13	10 (7-10)	15	6 (4-10)
Eizahl/♀		40		28
Oothek				
Wanddicke (20x)	7	0,5 (0,3-0,7) mm	8	0,9 (0,6-1,1) mm
Länge (8x)	13	8,8 (7,8-10,7) mm	16	8,4 (7,3-11,2) mm
Durchmesser (8x)	13	5,0 (4,2-5,7) mm	16	5,5 (4,7-6,0) mm
Ei				
Länge (12,5x)	33	4,6 (4,2-4,8) mm	29	4,3 (3,9-4,7) mm
Durchmesser (12,5x)	33	1,3 (1,1-1,4) mm	29	1,3 (1,2-1,4) mm
Frischmasse (nach Ablage)	20	4,39 (3,81-4,94) mg	20	4,34 (3,51-5,09) mg
Trockenmasse	20	1,90 (1,75-2,03) mg	20	1,93 (1,44-2,39) mg

Die Ootheken beider Arten haben zwar ähnliche Längen, doch im Falle von *montanus* einen etwas größeren Durchmesser. Dies ist die Folge einer bei *montanus* (gegenüber *parallelus*) etwa doppelt so dicken Schaumwand mit einem großporigeren, luftigeren und dickeren Maschennetz, welches dadurch wohl auch saugfähiger als bei *parallelus* ist (Tab. 14).

Auch die Eier beider Arten ähneln sich (bei aller Variabilität) in ihren Längen und Durchmessern, ebenso wie in den Frisch- und Trockenmassen (und damit auch in den Wassergehalten) (Tab. 14). Eier von *parallelus* sind gelbbraun gefärbt und oft leicht bananenartig gebogen, während *montanus*-Eier dunkelbraun, ± gerade und mittig (mitunter auch nur einseitig) meist etwas bauchig sind. Aufgrund der weitgehenden morphometrischen Ähnlichkeit der Ootheken und Eier beider Arten sind jene der Hybridgenerationen hier nicht weiter berücksichtigt worden.

3.2 Entwicklungs- und Reproduktionsparameter

Schlupf

Die in allen parallelen Zuchtlinien recht unterschiedlichen Gesamtschlupfzahlen ermöglichen nur einen groben Vergleich der davon abhängenden und überdies teils erheblich streuenden Schlupfparameter. Der Schlupf der beiden Stammarten wurde in deren F1-Generationen genauer verfolgt (Tab. 15). Nach sechsmonatiger (erster) Kühlephase schlüpften bei Ø-Temperaturen von 20,6-24,3 °C die ersten L1 bei beiden Arten leicht versetzt, bei *parallelus* am 13. Tag und bei *montanus* am 14. Tag, wobei die Schlupfanteile am 14. bzw. 16. Tag bei *parallelus* schon 39% bzw. 58%, bei *montanus* aber erst 6% bzw. 18% ausmachten, so dass *parallelus* (n=126) die Schlupfmitte auch schon eine Woche vor *montanus* (n=52) erreichte. Bei sonst gleicher Behandlung der Ootheken war der Gesamtschlupfanteil bei *parallelus* (91%) und *montanus* (86%) ähnlich hoch, wobei die unbefruchteten Eier nur jeweils 7% ausmachten. Etwa zwei Drittel der Larven (71% bei *parallelus* und 63% bei *montanus*) schlüpften nach der ersten (6 Monate) und ein Drittel (entsprechend 29% und 37%) schlüpfte erst nach der zweiten Kühlephase (10,5 Monate), so dass letztere zwei Winter und einen Sommer überliegen würden, mithin zumindest für *montanus* sehr viele im Vergleich zu um die 3% bei nordwestdeutschen Populationen (KIEL 2002). Selbst nach den beiden ausreichend langen Kühlephasen fanden sich in beiden Eipopulationen noch wenige Embryonen im Zustand der Blastokinese, was auf deren notwendige dritte Kühlephase (und Überwinterung) hinweist (Tab. 15).

Bei den F1-Hybriden kam es (unter unbekanntem Temperaturregime) bei *par*-♀ × *mon*-♂ zu einem Massenschlupf (hier Schlupfbeginn = Schlupfmitte) nach 15 Tagen, während die ersten Nachkommen von *mon*-♀ × *par*-♂ bereits nach 10 Tagen erschienen, aber erst am 17. Tag die Schlupfmitte erreichten. Die beiden Gesamtschlupfanteile lagen mit 72% etwas niedriger als bei den Reinarten bzw. mit 88% im *montanus*-Bereich, allerdings mit 25% und 10% unbefruchteten Eiern (gegenüber 7% bei den Reinarten). Bei den Hybriden kam es ebenfalls zu einem weiteren Teilschlupf (11% und 8%) nach einer zweiten, hier aber nur dreimonatigen Kühlephase (Tab. 16). Bei den F2-Hybriden (bei Ø 22,0-27,6 °C) setzte der Schlupf zeitgleich nach jeweils 14 Tagen ein, die Schlupfmitte lag bei 16 bzw. 17 Tagen, und es gab keinen weiteren Teilschlupf nach einer zweiten Kühlephase.

Der Gesamtschlupf (Eltern alle normalflügelig) machte niedrige 62% und hohe 86% aus, mit anteilig 19% bzw. 5% an unbefruchteten Eiern (Tab. 17). Somit hatten Nachkommen von *par*-♀ × *mon*-♂ aufgrund eines höheren Anteils an unbefruchteten Eiern auch einen geringeren Schlupferfolg, während ein solcher Abfall bei *mon*-♀ × *par*-♂ nicht festzustellen war.

Tab. 15: Entwicklungs- und Reproduktionsparameter der F1-Nachkommen von *Chorthippus parallelus* und *Ch. montanus* aus dem Harzgrund bei Suhl/Thüringen. Schlupfparameter (in Klammern): Durchschnittstemperaturen für den jeweiligen Zeitraum. Resteier (Embryonalzustand): U – unbefruchtet/verpilzt, B – Blastokinesis, SK/vS – Späte Katatrepsis/vor Schlupf).

Parameter	***Ch. parallelus***		***Ch. montanus***	
Oothekenstartzahl	30		30	
nach	1. Kühlephase (6 Mon 1986/87)	2. Kühlephase (10,5 Mon 1987/88)	1. Kühlephase (6 Mon 1986/87)	2. Kühlephase (10,5 Mon 1987/88)
Tage bis Schlupfbeginn	13 (24,3 °C)	16 (23,0 °C)	14 (23,8 °C)	16 (23,0 °C)
Tage bis Schlupfmitte	16 (23,4 °C)	19 (23,1 °C)	23 (23,0 °C)	16 (23,0 °C)
Schlupfzeitraum (Tage)	27 (20,6 °C)	10 (19,4 °C)	26 (20,8 °C)	10 (19,4 °C)
Schlupfzahl	126	52	81	47
Resteier (Embryonalzustand)	17 (13 U, 2 B, 2 SK/vS)		20 (10 U, 9 B, 1 vS)	
Eizahl, ges.	195		148	
Eizahl/Oothek	6,5		4,9	
Ootheken/♀	2,9		1,7	
Eizahl/♀	16		8	
Schlupf / Schlupf, ges.	71%	29%	63%	37%
Schlupf /Eizahl, ges.	91%		86%	

Tab. 16: Entwicklungs- und Reproduktionsparameter der F1-Hybridgenerationen *Ch. parallelus* × *Ch. montanus* (Eltern jeweils noch Reinarten!). Temperaturregime unbekannt. Resteier (Embryonalzustand): U – unbefruchtet/verpilzt, FA – Frühe Anatrepsis, MA/SA – Mittlere/Späte Anatrepsis).

Parameter	***parallelus*-♀× *montanus*-♂ (F1)**		***montanus*-♀× *parallelus*-♂ (F1)**	
Oothekenstartzahl	27 (Ablage ca. 16.06.-24.07.87)		36 (Ablage ca. 16.06.-24.07.87)	
nach	1. Kühlephase (8,5 Mon 1987/88)	2. Kühlephase (3 Mon 1988)	1. Kühlephase (8,5 Mon 1987/88)	2. Kühlephase (3 Mon 1988)
Tage bis Schlupf beginn	15	19	10	15
Tage bis Schlupfmitte	15	19	17	21
Schlupfzeitraum (Tage)	6	3	14	5
Schlupfzahl	51	6	81	7
Resteier (Embryonalzustand)	22 (20 U, 2 MA/SA)		11 (10 U, 1 FA)	
Eizahl, ges.	79		100	
Eizahl/Oothek	2,9		2,8	
Ootheken/♀	3,4		3,8	
Eizahl/♀	10		11	
Schlupf / Schlupf, ges.	89%	11%	92%	8%
Schlupf /Eizahl, ges.	72%		88%	

Tab. 17: Entwicklungs- und Reproduktionsparameter der F2-Hybridgenerationen *Ch. parallelus* × *Ch. montanus* (Eltern jeweils Hybride). Schlupfparameter (in Klammern): Durchschnittstemperaturen für den jeweiligen Zeitraum. Resteier (Embryonalzustand): U – unbefruchtet/verpilzt, MA – Mittlere Anatrepsis, B – Blastokinesis, MK – Mittlere Katatrepsis, SK/vS – Späte Katatrepsis / vor Schlupf.

Parameter	***parallelus*-♀× *montanus*-♂ (F2)**		***montanus*-♀× *parallelus*-♂ (F2)**	
Oothekenstartzahl	18 (Ablage ca. 28.06.-13.08.88)		21 (Ablage ca. 06.07.-01.08.88)	
nach	1. Kühlephase (9 Mon 1988/89)	2. Kühlephase (3 Mon 1989)	1. Kühlephase (9 Mon 1988/89)	2. Kühlephase (3 Mon 1989)
Tage bis Schlupf beginn	14 (22,0 °C)	---	14 (22,0 °C)	---
Tage bis Schlupfmitte	16 (22,0 °C)	---	17 (22,0 °C)	---
Schlupfzeitraum (Tage)	11 (26,3 °C)	---	9 (27,6 °C)	---
Schlupfzahl	56	---	113	---
Resteier (Embryonalzustand)	34 (17 U, 1 MA, 1 B, 7 MK, 3 SK/vS)		19 (6 U, 7 B, 1 vS)	
Eizahl, ges.	90		132	
Eizahl/Oothek	5,3		6,3	
Ootheken/♀	5,3		4,8	
Eizahl/♀	28		30	
Schlupf / Schlupf, ges.	100%	0%	100%	0%
Schlupf /Eizahl, ges.	62%		86%	

Juvenilentwicklung

In einem Teilexperiment wurde die Juvenilentwicklung beider Stammarten in deren F2-Generationen unter gleichen Ausgangs- und Haltungsbedingungen (und Ø 26,4 °C) über knapp einen Monat von der Erstlarve bis zur Imago verfolgt. Beginnend mit jeweils 50 L1 erreichte *parallelus* bald einen kleinen Entwicklungsvorsprung gegenüber *montanus*, der sich am Ende auf fast ein ganzes Stadium ausdehnte (Abb. 4). Dabei hatte der zuvor aufgezeigte und im Mittel etwas verzögerte *montanus*-Schlupf sicherlich zur Folge, dass die 50 ausgewählten Erstlarven beider Arten diesen unsichtbaren Altersunterschied bereits aufwiesen. Dass sich diese Differenz während der weiteren Entwicklung noch etwas vergrößerte, zeigte der finale Unterschied von fast einem Stadium, was wiederum die phänologische Differenz beider Arten bei Laborhaltung (vgl. Tab. 3 – Hybridisierungsansatz) und im Freiland (zwei Wochen in Thüringen – KÖHLER 2001, auch andernorts) erklärt.

In den einzelnen Zuchtlinien waren die Verluste während der Juvenilentwicklung selbst bei paralleler Haltung erstaunlich unterschiedlich. In den F1-Generationen beider Stammarten lag die Juvenilmortalität zumindest noch einheitlich bei etwa einem Drittel (vgl. Tab. 9). Bei den F2-Nachkommen war sie aber bei *parallelus* (26%) trotz höherer Käfigdichten nur halb so hoch wie bei *montanus* (57%) (vgl. Tab. 10). In den F1-Hybridpopulationen betraf sie bei *par*-♀ × *mon*-♂ die knappe Hälfte aller Tiere, während von *mon*-♀ × *par*-♂ nur 14% starben (vgl. Tab. 11). Folglich kam es sowohl bei den Stammarten als auch deren Hybriden zu teils recht niedriger, teils auch hoher Juvenilsterblichkeit (*par*-♀ × *mon*-♂).

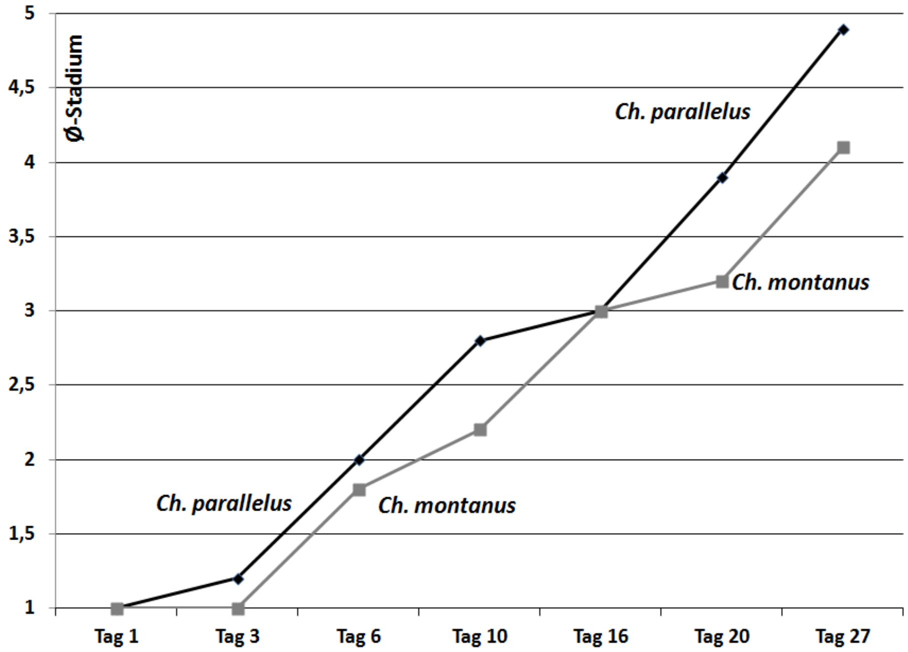


Abb. 4: Juvenilentwicklung (L1 – Imago) von *Ch. parallelus* und *Ch. montanus*. Startpopulation jeweils 50 L1, nach Schlupf vom 22.-24.05.1989 und Entwicklung ab 24. 05.1989 (Tag 1) bei Ø 26,4 °C.

Ootheken, Ovariolen und Eier/Oothek

Die Weibchen der (aus dem Freiland eingetragenen) Stammpopulationen legten im Schnitt bei *parallelus* noch 4 und bei *montanus* 4,6 Ootheken (Tab. 14), wobei die Differenz möglicherweise eine Folge der oben beschriebenen Entwicklungsverschiebung war. In deren F1-Generationen betrug die Oothekenzahl/♀ bei *parallelus* nur 2,9 und bei *montanus* 1,7 (Tab. 15), eine gravierende Folge des hohen Anteils an makropteren Weibchen (*par* – 75%, *mon* – 45%). Bei den F1-Hybriden lagen die Werte bei 3,4 und 3,8 (trotz 64% und 81% an makropteren Weibchen), in den F2-Hybridgenerationen bei 5,3 und 4,8 Ootheken/♀ (Tab. 16 und 17). Die Zahlen bei den Hybriden sind demnach eher Ausdruck des makropteren Einflusses auf die Oothekenproduktion als etwa Hinweise auf postzygote Reproduktionseinschränkungen (diese aber unten bei der Eizahl/Oothek!).

Nach anderweitigen Untersuchungen an thüringischen Populationen besitzt *parallelus* im Mittel zwei Ovariolen mehr als *montanus* (Tab. 14; Variationsbreiten auch bei LUX 1961). Dieser Unterschied verdoppelte sich bei der im Experiment für beide Stammpopulationen festgestellten Eizahl/Oothek, mit im Mittel 10 (5+5) Eiern bei *parallelus* und nur 6 (3+3) Eiern bei *montanus* (vgl. Tab. 14). In deren F1-Generationen lagen die Werte bei 6,5 (*par*) und 4,9 (*mon*), und damit deutlich darunter (Tab. 15). Auffällige Minima von 2,9 und 2,8 (vgl. Tab. 16) erreichten sie jedoch bei den F1-Hybriden, deren Ootheken mitunter kein einziges Ei enthielten. In den zweiten Hybridgenerationen (von durchweg normalflügeligen Eltern) traten aber wieder deutlich höhere 5,3 und 6,3 Eier/Oothek auf (Tab. 17). In einer bei den F2-Hybriden abgetrennten Gruppe von jeweils 15 Ootheken betrugen die Zahlen sogar hohe 7,8 und 7,3 Eier/Oothek. Es kam also unmittelbar nach Kreuzung in beiden Linien zu einem starken, durch die geringe Eizahl/Oothek bedingten Fekunditätsschwund, der in den Folgegenerationen aber wieder verschwand. Die Hybridisierung hemmt demnach anfangs die Entwicklung der meisten Ovariolen, so dass nur wenige Eier heranreifen. Ist diese postzygote Barriere aber einmal überwunden, lassen sich keine nachteiligen Folgen in Entwicklung und Reproduktion gegenüber den Stammpopulationen mehr nachweisen.

4 Diskussion

Verwandte Arten, die sympatrisch (und syntop) vorkommen, behalten ihre Identität durch Isolationsmechanismen, von denen präzygote – als habitatbezogene, phänologische, ethologische und/oder mechanische – eine Befruchtung und Zygotenbildung verhindern, während postzygote die Hybridlebensfähigkeit – durch Sterblichkeit, Sterilität und/oder F2-Zusammenbruch – einschränken (STEBBINS 1968). Solche Mechanismen sind auch bei zahlreichen morphologisch sehr ähnlichen (und genetisch nahe verwandten) Heuschreckenarten untersucht worden, mit dem ethologischen Schwerpunkt auf dem artspezifischen Gesang (♂), an dem sich die Geschlechter erkennen und danach in teils komplexen Verhaltensfolgen zur Paarung finden. Daher gelten Gesang (und Partnerwahl) als der wirksamste präzygote (präkopulatorische) Isolationsmechanismus bei Heuschrecken, was in einer Vielzahl an Experimenten immer wieder bestätigt wurde (FABER 1953, JACOBS 1953; experimentell HELVERSEN & HELVERSEN 1983, 1997 u.a.).

In Laborhaltung sind aber auch viele Kreuzungsversuche mit Heuschreckenarten angestellt worden, bei denen es sowohl um die Vererbbarkeit von (besonders bioakustischen) Merkmalen als auch um Isolationsmechanismen gegen Hybride ging. Für das hier ausgewertete Kreuzungsexperiment reicht es aus, zum Vergleich einige Studien an der Gattung *Chorthippus* heranzuziehen, die sich auf insgesamt acht Artkreuzungen beziehen (Tab. 18). Hierbei erwies sich die Partnerwahl immer als ± assortativ (asymmetrisch), was aber nicht unbedingt dem unterschiedlichen Gesang geschuldet sein muss (RITCHIE 1990), und zu zwischenartlichen Kopulationen kam es oft erst nach versuchstechnischen Hilfestellungen. Wurden diese präkopulatorischen Barrieren jedoch (von einzelnen Pärchen) einmal überwunden, entwickelten sich Hybride mit ganz normaler Fekundität und Entwicklung (Tab. 18). Demnach liegt der effektive Isolationsmechanismus – wie schon immer behauptet – im präkopulatorischen Bereich und ist dafür entscheidend, dass es zwischen Wildpopulationen nahe verwandter Arten nur vergleichsweise selten (z.B. RAGGE 1976) zu interspezifischen Kreuzungen kommt. Solche finden sich konzentriert nur in Hybridzonen, die sich in der Nacheiszeit linear oder mosaikartig dort ausbildeten, wo sich zwei zuvor glazial getrennte Arten (oder Unterarten) wieder begegneten. Mit der Entdeckung der ersten *Chorthippus parallelus*-Hybridzone in den französischen Ost-Pyrenäen im Jahre 1983, welche hier die beiden Unterarten *Ch. p. parallelus* und *Ch. p. erythropus* trennt bzw. verbindet (BUTLIN & HEWITT 1985a, b) und nachfolgend weiterer *Chorthippus*-Hybridzonen (vor allem in den Pyrenäen und Alpen) geriet die Problematik zunehmend und bis heute in den evolutiven Fokus auch der orthopterologischen Forschung. Demnach stabilisieren solche Zonen die beteiligten Elternarten durch Selektionsmechanismen gegen Hybride, präzygotisch vor allem durch den Balzgesang (♂) und/oder postzygotisch durch Fortpflanzungs- oder Verhaltenssterilität, letztere aufgrund unattraktiver intermediärer Gesangmuster (BUTLIN 1998).

Tab. 18: Zonen, Populationen und Studien zu interspezifischen *Chorthippus*-Hybriden – eine Auswahl.

Artenkreuzung	**Region / Studie**	**Charakteristika**	**Quellen**
albomarginatus × *oschei*	Ukraine-Moldawien Partnerwahl Fitness	Mosaik-Hybridzone (schmal) stark assortativ (♀) Schlupf reduziert, Juvenilmortalität erhöht	VEDENINA et al. (2007)
biguttulus × *brunneus*	Morphologie Zytologie	intermediär (2 ♂ verfügbar) einige Meiose-Veränderungen	KLINGSTEDT (1939)
biguttulus × *brunneus*	Paarung Gesang Fitness	schwierig, ♀ braucht arteigenen ♂-Gesang intermediär und unattraktiv, daher ♂ verhaltenssteril Fekundität, Schlupf u. Juvenilentwicklung normal	PERDECK (1958)
biguttulus × *brunneus*	Paarung Gesang Fitness	schwierig, mit Elytrenkupierung (♂), ♀ braucht arteigenen ♂-Gesang intermediär (mit Merkmalsverlusten, unattraktiv, daher ♂ verhaltenssteril Fekundität, Schlupf u. Juvenilentwicklung normal	GOTTSBERGER & MAYER (2007)
biguttulus × *eisentrauti*	Partnerwahl	assortativ und variabel, ♀ bevorzugen arteigene Partner	INGRISCH & BASSANGOVA (1995)
biguttulus × *mollis*	Paarung Gesang Fitness	schwierig, mit Elytrenkupierung (♂), ♀ braucht arteigenen ♂-Gesang komplex, variabel, teils intermediär; Gesang u. Lautschema nicht funktionell gekoppelt Schlupf, Juvenilentwicklung u. Imagines normal	HELVERSEN & HELVERSEN (1975a, b)
brunneus × *bornhalmi*	NO-Italien / Trieste Gesang Zäpfchenzahl	Mosaik-Hybridzone intermediär intermediär	KLEUKERS et al. (2004)
brunneus × *eisentrauti*	W-Alpen / Graubünden Gesang Morphometrie	Hybridzone intermediär / überlappend intermediär / überlappend	INGRISCH (1995)
brunneus × *jacobsi*	N-Spanien Partnerwahl Zäpfchenzahl Ökologie	Mosaik-Hybridzone (bimodal) stark assortativ intermediär Arten ± isoliert	BAILEY et al. (2004), BRIDLE et al. (2006)
brunneus × *jacobsi*	Fitness	kaum reduziert (F1)	SALDAMANDO et al. (2005)
montanus × *parallelus*	Slowakei /Belanské Tatry Morphologie	Hybridpopulation? Merkmale aufgeteilt (♂, ♀), nicht intermediär	CHLÁDEK (1977) REYNOLDS (1980)
montanus × *parallelus*	Partnerwahl	eingeschränkt, assortativ, nur wenige kurze Kopulationen	LUX (1961)
montanus × *parallelus*	Partnerwahl Fitness	eingeschränkt, assortativ, wenige Kopulationen Schlupf u. Juvenilentwicklung (bis Imago) ± normal	HOCHKIRCH & LEMKE (2011)

Der hier dokumentierte Nachweis einer experimentell weitgehend problemlosen Kreuzung *Ch. parallelus* × *Ch. montanus* lässt zwei Probleme, ein laborexperimentelles und ein freilandrelevantes, aufscheinen. Ganz offensichtlich beeinflusst zunächst das konkrete Versuchsdesign die Ergebnisse, von denen fast alle unter Partnerwahlbedingungen erhalten wurden, bei denen etwa ein Männchen zwischen zwei Weibchen (derselben und der anderen Art) wählen kann. Wie auch bei anderen Artkreuzungen (Tab. 18), so konnten auch im Falle von *parallelus* × *montanus* sowohl LUX (1961) als auch HOCHKIRCH & LEMKE (2011) deutliche, wenn auch asymmetrische und individuell variable präkopulatorische Barrieren feststellen. Doch unter wechselseitiger Gruppenhaltung, wie im hier beschriebenen Experiment, brach diese Barriere offensichtlich bei den meisten Tieren zusammen, wobei freilich unbekannt blieb, welche und wie viele Männchen und Weibchen tatsächlich kopulierten (nach der Fekundität zu urteilen, aber die meisten). Aus dem Freiland kennt man aber nur ganz wenige Hybride und keinerlei Hybridzonen von *parallelus* × *montanus*, was nahelegt, dass die Begegnungsrealität in Wildpopulationen am ehesten jener in Partnerwahlversuchen entspricht. Nur bei hohen Dichten, entsprechend der Gruppenhaltung im Labor, sollte es häufiger zur Hybridisierung kommen. So fand CHLÁDEK (1977) an einer Stelle in der Belaer Tatra (Slowakei) zahlreiche Individuen, die Merkmale beider Arten vereinten. Einige Exemplare davon beschrieb REYNOLDS (1980), wonach deren Pronotum, Vorderflügel und Schrillleiste wie bei *parallelus*, Hinterflügel, Cerci und Ovipositor aber wie bei *montanus* ausgebildet waren. Erwartet hatte er jedoch intermediäre Merkmale, so dass es sich ebenso um eine noch unbeschriebene Unter- oder Zwillingsart handeln könnte. Dies bezieht sich jedoch nicht auf den schon zuvor beschriebenen *Chorthippus tatrae* Harz, 1971, der – als gute Art – intermediär zwischen *Ch. montanus* und *Ch. apricarius* steht (CHLÁDEK & HARZ 1983). Schließlich fand REYNOLDS (1980) in eigenen morphometrischen Untersuchungen zwei Männchen (von gemeinsamen *par*/*mon*-Wiesen) mit intermediären Merkmalsquotienten, die möglicherweise Hybride waren. Und auf einer Feucht/Frischwiese bei Nöda/Thüringer Becken fanden sich inmitten der *par*/*mon*-Populationen auch einzelne nicht zuordenbare Männchen (Köhler & Kerth, in litt.).

Nun zeigt sich aber auch, dass nach erfolgreich überwundener präkopulatorischer Barriere die Entwicklung der Hybridtiere weitgehend problemlos verläuft (Tab. 18, Fitness), und hier bei *par* × *mon* gleich über mehrere Generationen, wobei als schwache postzygote Barrieren etwas niedrigere Schlupfraten und ein Fekunditätseinbruch bei den F1-Hybriden auftreten. Auch die Kreuzungsergebnisse von HOCHKIRCH & LEMKE (2011) belegen, dass es dort bis zu den ersten Hybrid-Imagines keine ernsthaften postzygoten Isolationsmechanismen gibt. Dies wiederum ließe aber mit HOCHKIRCH & LEMKE (2011) erwarten, dass gelegentliche Hybridisierungen im Freiland doch häufiger sein könnten als bislang bekannt. Hier nun kommen noch zwei weithin bekannte ökologische (und demnach präzygotische) Aspekte ins Spiel, welche eine reproduktive Isolation unter natürlichen Bedingungen begünstigen. (1) Beide Arten unterscheiden sich in ihrer Biotopbindung, wobei der streng hygrophile *Ch. montanus* und der breit mesophile *Ch. parallelus* zwar in weiten Teilen ihrer Areale (sympatrisch) überlappen und dabei lokal (syntop) auch auf denselben Wiesen, dort aber nur in

schmalen hygrischen Übergangszonen gemeinsam vorkommen. (2) Beide Arten treten phänologisch etwas verschoben auf, indem Imagines von *montanus* etwas später als jene von *parallelus* (die dann schon verpaart sind) erscheinen, und zumindest bei *montanus* weiß man seit KORN-KREMER (1963), dass seine Männchen erst fünf Tage nach Imaginalhäutung überhaupt geschlechtlich aktiv werden. Damit wird Syntopie bestenfalls zu einer räumlichen, nicht aber exakt zeitlichen Konstellation, leben doch beide Arten zwar miteinander, aber ein wenig nacheinander. Somit erweitert sich der präzygote Isolationskomplex noch um ökologische Mechanismen, denen bislang zu wenig Bedeutung eingeräumt wurde. Möglicherweise verstellten die subtilen Laborexperimente zur Bioakustik den Blick dafür, dass im Freiland der Ökologie wohl öfter als bislang vermutet das Primat über die Bioakustik zukommen könnte. Dabei muss dies nicht in Widerspruch zu nicht-ökologischen Radiationen bei Gomphocerinae stehen (MAYER et al. 2010). Ungeachtet dieser Wertung erklärt der gesamte Komplex recht plausibel, weshalb im Freiland bisher kaum Hybride gefunden wurden, und dabei könnte man es eigentlich belassen.

Wäre da nicht noch diese unerwartete Asymmetrie bei den Hybriden, nämlich jene morphometrischen Merkmalsverschiebungen hin zu *parallelus*, welche Hybride als vermeintliche *paralleli* ausweisen. Demnach könnten selbst in den doch klar unterschiedenen Stammpopulationen unter *parallelus* sich durchaus auch Hybridtiere finden. Gibt es womöglich dort, wo beide Arten zusammen vorkommen, mitunter doch kleinflächig mosaikartige Hybridzonen, die nur deshalb unerkannt bleiben, weil die Hybride von reinartigen *paralleli* nicht zu unterscheiden sind und damit als (von *montanus* immer noch gut getrennte) *Ch. parallelus* angesehen werden? Damit läge das Problem nicht mehr im morphometrischen Übergangsfeld zwischen beiden Arten (wie im 19. Jh. geglaubt), sondern (kryptisch) allein bei *parallelus*. Und dennoch wären im historischen Rückblick die Vertreter beider Lager irgendwie im Recht, jene wenigen, die mit Charpentier für zwei Arten, und die meisten, die gegen ihn für eine Sammelart (deren Individuen sich untereinander noch kreuzen können) plädierten. Freilich, eine ziemlich gewagte Hypothese!

Dank

Die Idee zu diesem Experiment entsprang der determinatorischen Unsicherheit während der Artbestandsaufnahmen im NSG "Harzgrund" durch Steffen Schimmel (damals Zella-Mehlis, heute Borkenhagen/Meckl.). Unsere damaligen Technischen Mitarbeiterinnen, Frau Bärbel Fabian und Frau Ingrid Jakobi, unterstützten gelegentlich die Versuchsbetreuung. PD Dr. habil. Gunther Tschuch (Halle) erklärte sich seinerzeit wiederholt bereit, die Gesänge von Hybrid-Männchen zweier Generationen im bioakaustischen Labor des Zoologischen Instituts der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg aufzunehmen, was leider durch Inaktivität der Heuschrecken weitgehend misslang. Dr. Gerhard Kluge † (damaliger Leiter der Meteorologischen Station Jena) machte die regionalen Klimadaten (Harzgrund) verfügbar. Die Ergebnisaufbereitung wurde maßgeblich dadurch beschleunigt, dass ein neuerliches Forschungsinteresse an *par* × *mon*-Hybridisierungen aufkeimte, so in der Arbeitsgruppe um PD Dr. habil. Axel Hochkirch

(Trier, damals noch Osnabrück) und in einer laufenden PhD-Dissertation von Dipl.-Biol. Claudius Kerth (Sheffield/UK, bei Prof. Dr. Roger Butlin), für deren Zucht wir während einer gemeinsamen Exkursion im August 2009 im Thüringer Becken syntope Populationen beider Arten besammelten. Anregungen gingen auch von der Dissertation von Dr. Ernst-Friedrich Kiel (Recklinghausen, damals Bielefeld) aus, und PDFs ihrer Publikationen stellten freundlicherweise Frau Mag. Dr. Birgitte Gottsberger (Wien/A), PD Dr. habil. Frieder Mayer (Berlin) und Roy Kleukers (Leiden/NL) zur Verfügung. Dr. Dominik Poniatowski (Münster) unterzog sich der Mühe, das Manuskript kritisch durchzusehen.

Verfasser:
Günter Köhler
Senior Entomologist
Friedrich-Schiller-Universität Jena
Institut für Ökologie
Dornburger Straße 159
07743 Jena
E-Mail: Guenter.Koehler@uni-jena.de

5 Literatur

BAILEY, R.I., THOMAS, C.D. & R.K. BUTLIN (2004): Premating barriers to gene exchange and their implications for the structure of a mosaic hybrid zone between *Chorthippus brunneus* and *C. jacobsi* (Orthoptera: Acrididae). – J. Evol. Biol. 17: 108-119.

BRIDLE, J.R., SALDAMANDO, C.I., KONING, W. & R.K. BUTLIN (2006): Assortative preferences and discrimination by females against hybrid male song in the grasshoppers *Chorthippus brunneus* and *Chorthippus jacobsi* (Orthoptera: Acrididae). – J. Evol. Biol. 19: 1248-1256.

BUTLIN, R. (1998): What do hybrid zones in general, and the *Chorthippus parallelus* zone in particular, tell us about speciation? In: HOWARD, D.J. & S.H. BERLOCHER (eds.): Endless forms. Species and Speciation. – Oxford University Press, New York, 367-378.

BUTLIN, R.K. & G.M. HEWITT (1985a): A hybrid zone between *Chorthippus parallelus parallelus* and *Chorthippus parallelus erythropus* (Orthoptera: Acrididae): morphological and electrophoretical characters. – Biol. J. Linn. Soc. 26: 269-285.

BUTLIN, R.K. & G.M. HEWITT (1985b): A hybrid zone between *Chorthippus parallelus parallelus* and *Chorthippus parallelus erythropus* (Orthoptera: Acrididae): behavioural characters. – Biol. J. Linn. Soc. 26: 287-299.

CHLÁDEK, F. (1977): Orthopterologische Notizen aus der Slowakei. – Articulata 1 (5): 25.

CHLÁDEK, F. & K. HARZ (1983): *Chorthippus tatrae* Harz ist eine gute Art. – Articulata, Würzburg, Bd. II, Folge 2: 18-19.

FABER, A. (1929): *Chorthippus longicornis* Latr. (= *parallelus* Zett.) und *Chorthippus montanus* Charp. (bisher nach Finot als "*longicornis* Latr." bezeichnet). – Zool. Anz. 81 (1/4): 1-24.

FABER, A. (1953): Laut- und Gebärdensprache bei Insekten. Orthoptera (Geradflügler). I. – Mitt. Staatl. Mus. Naturk. Stuttgart, 1-198.

GÖRNER, M., HAUPT, R., HIEKEL, W., NIEMANN, E. & W. WESTHUS (1984): Die Naturschutzgebiete der Bezirke Erfurt, Suhl und Gera (Handbuch der Naturschutzgebiete der Deutschen Demokratischen Republik, Band 4). – Urania-Verlag Leipzig, Jena, Berlin, 344 S.

GOTTSBERGER, B. & F. MAYER (2007): Behavioral sterility of hybrid males in acoustically communicating grasshoppers (Acrididae, Gomphocerinae). – J. Comp. Physiol. A 193: 703-714.

HELVERSEN, D. VON & O. VON HELVERSEN (1975a): Verhaltensgenetische Untersuchungen am akustischen Kommunikationssystem der Feldheuschrecken (Orthoptera, Acrididae). I. Der Gesang von Artbastarden zwischen *Chorthippus biguttulus* und *Ch. mollis*. – J. Comp. Physiol. 104: 273-299.

HELVERSEN, D. VON & O. VON HELVERSEN (1975b): Verhaltensgenetische Untersuchungen am akustischen Kommunikationssystem der Feldheuschrecken (Orthoptera, Acrididae). II. Das Lautschema von Artbastarden zwischen *Chorthippus biguttulus* und *Ch. mollis*. – J. Comp. Physiol. 104: 301-323.

HELVERSEN, D. VON & O. VON HELVERSEN (1983): Species recognition and acoustic localization in acridid grasshoppers: a behavioral approach. – In: HUBER, F. & H. MARKL (eds.): Neuroethology and Behavioral Physiology. – Springer-Verlag, Berlin, 95-107.

HELVERSEN, D. VON & O. VON HELVERSEN (1997): Recognition of sex in the acoustic communication of the grasshopper *Chorthippus biguttulus* (Orthoptera, Acrididae). – J. Comp. Physiol. A 180: 373-386.

HOCHKIRCH, A. & I. LEMKE (2011): Asymmetric mate choice, hybridization, and hybrid fitness in two sympatric grasshopper species. – Behav. Ecol. Sociobiol. 65: 1637-1645.

INGRISCH, S. (1995): Evolution of the *Chorthippus biguttulus* group (Orthoptera, Acrididae) in the Alps, based on morphology and stridulation. – Rev. Suisse Zool. 102 (2): 475-535.

INGRISCH, S. & N. BASSANGOVA (1995): Paarungswahlverhalten von *Chorthippus biguttulus* und *C. eisentrauti* (Orthoptera: Acrididae). – Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 68: 1-6.

JACOBS, W. (1953): Verhaltenbiologische Studien an Feldheuschrecken. – Z. Tierpsychol., Suppl. 1: i-vii, 1-228.

KIEL, E.-F. (2002): Die Embryonalentwicklung von *Chorthippus montanus* (Charpentier, 1825) und *Chorthippus albomarginatus* (De Geer, 1773) (Caelifera: Acrididae) – Entwicklungstypen, temperaturabhängige Entwicklung, Schlupfrhythmik und Lebenszyklusstrategie. – Inaugural-Diss., Univ. Bielefeld, 117 S.

KLEUKERS, R., ODÉ, B. & F. WILLEMSE (2004): Hybridization of *Glyptobothrus brunneus* and *Glyptobothrus bornhalmi* in northeastern Italy. – Mem. Soc. Entomol. Ital. 82: 547-556.

KLINGSTEDT, H. (1939): Taxonomic and cytological studies on grasshopper hybrids. I. Morphology and spermatogenesis of *Chorthippus bicolor* Charp. × *Ch. biguttulus* L. – J. Genet. 37 (3): 389-419, plate xv + xvi.

KÖHLER, G. (2001): Fauna der Heuschrecken (Ensifera et Caelifera) des Freistaates Thüringen. – Naturschutzreport, Jena 17: 1-378.

KÖHLER, G. (2002): Experimente und Erhebungen zur Flügligkeit beim Gemeinen Grashüpfer, *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (Caelifera: Acrididae) – ein Beitrag zur Interpretation von Makropterie. – Articulata 17 (1): 1-19.

KÖHLER, G. (2006): Zur Einteilung, Reproduktion und Vererbung der Farbmorphen bei *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt) (Caelifera: Acrididae). – Articulata 21 (1): 45-57.

KORN-KREMER, H. (1963): Beiträge zur Analyse des Männchengesangs und zur Biologie von *Chorthippus montanus* Charp. 1825 (Orthop. Acrididae). – Z. wiss. Zool., Leipzig A 168: 133-183.

LUX, E. (1961): Biometrische und morphologische Studien an *Chorthippus longicornis* (LATR.) (= *parallelus* ZETT.) und *montanus* (CHARP.) unter Berücksichtigung regionaler Unterschiede. – Zool. Jahrb. Syst. 88: 355-398. [nach gleichlautender Dissertation 1957 an der Ludwig-Maximilians-Universität München, 76 S.]

MAYER, F., BERGER, D., GOTTSBERGER, B. & W. SCHULZE (2010): Non-ecological radiations in acoustically communicating grasshoppers? In: GLAUBRECHT, M. (ed.), Evolution in Action. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 451-464.

PERDECK, A.C. (1958): The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* THUNB. and *C. biguttulus* L.). – Behaviour 12: 1-75. [nach Diss. 1957, Univ. Leiden, E.J.Brill, 75 pp.]

RAGGE, D.R. (1976): A putative hybrid in nature between *Chorthippus brunneus* and *C. biguttulus* (Orthoptera: Acrididae). – Syst. Entomol. 1: 71-74.

REYNOLDS, W.J. (1980): A re-examination of the characters separating *Chorthippus montanus* and *C. parallelus* (Orthoptera: Acrididae). – J. Nat. Hist. 14: 283-303.

RITCHIE, M.G. (1990): Are differences in song responsible for assortative mating between subspecies of the grasshopper *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae)? – Animal Behaviour 39: 685-691.

RITCHIE, M.G., BUTLIN, R.K. & G.M. HEWITT (1987): Causation, fitness effects and morphology of macropterism in *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae). – Ecol. Ent. 12: 209-218.

SALDAMANDO, C.I., TATSUTA, H. & R.K. BUTLIN (2005): Hybrids between *Chorthippus brunneus* and *C. jacobsi* (Orthoptera: Acrididae) do not show endogenous postzygotic isolation. – Biological J. Linn. Soc. 84: 195-203.

SCHIMMEL, S. (1988): Zur Heuschreckenfauna (Saltatoria) im NSG Harzgrund, Kreis Suhl/ Thüringer Wald. – Ent. Nachr. Ber. 32 (3): 117-120.

STEBBINS, G.L. (1968): Evolutionsprozesse. Einzelvorgänge im Wandel der Organismen. – VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 192 S.

TSCHUCH, G. & G. KÖHLER (1990): Die Gesänge von *Chorthippus parallelus* (ZETT.) und *Chorthippus montanus* (CHARP.). – Articulata 5 (1): 59-62.

VEDENINA, V.Y., KULYGINA, N.K. & A.K. PANYUTIN (2007): Isolation mechanisms in closely related grasshopper species *Chorthippus albomarginatus* and *Ch. oschei* (Orthoptera: Acrididae). – Ent. Rev. 87: 263-272.

VEIT, U., PETZOLD, B. & F.-D. PIEHL (1987): Klimadaten der Deutschen Demokratischen Republik. Ein Handbuch für die Praxis. Reihe B. Bd. 14 Klimatologische Normalwerte 1951/80. – Meteorologischer Dienst der DDR, Potsdam, 111 S.

WENZEL, H., WESTHUS, W., FRITZLAR, F., HAUPT, R. & W. HIEKEL (2012): Die Naturschutzgebiete Thüringens. – Weissdorn-Verlag Jena, 944 S.

WILLEMSE, L. (1995): *Chorthippus dorsatus* in Nederland met een sleutel tot de Nederlandse soorten van het subgenus *Chorthippus* (Orthoptera: Acrididae). – Ent. Ber. Amsterdam 55 (8): 121-134.